

TESIS DOCTORAL CON MENCIÓN DE DOCTOR INTERNACIONAL



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Tipos funcionales (fenomorfología y
ecomorfología) de la flora y vegetación
serpentinícola mediterránea en Andalucía
y California.

Autora: Noelia Hidalgo Triana


Director: Dr. Andrés Vicente Pérez Latorre

Junio 2016



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

AUTOR: Noelia Hidalgo Triana

 <http://orcid.org/0000-0002-5343-369X>

EDITA: Publicaciones y Divulgación Científica. Universidad de Málaga



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional:

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/legalcode>

Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización pero con el reconocimiento y atribución de los autores.

No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer obras derivadas.

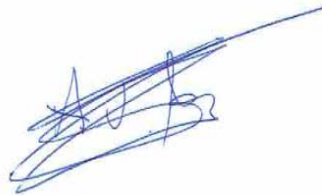
Esta Tesis Doctoral está depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de Málaga (RIUMA): riuma.uma.es

**Tipos funcionales (fenomorfología y ecomorfología) de la flora y
vegetación serpentínicola mediterránea en Andalucía y
California.**

Memoria presentada por la Lda. Noelia Hidalgo Triana para optar al grado
de Doctor en Ciencias Ambientales con mención de Doctor
Internacional.



Fdo. Noelia Hidalgo Triana



Fdo. Dr. Andrés Vicente Pérez Latorre.
Director Tesis Doctoral.
Profesor Titular de Botánica.
Universidad de Málaga

Dr. Andrés Vicente Pérez Latorre, Profesor Titular de Botánica en el Departamento de Biología Vegetal (Botánica) de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga, y director de la Memoria presentada por la Lda. Noelia Hidalgo Triana para la obtención del grado de Doctor con mención de Doctor Internacional,

INFORMA:

Que el trabajo de investigación "Tipos funcionales (fenomorfología y ecomorfología) de la flora y vegetación serpentínica mediterránea en Andalucía y California", realizado bajo mi dirección en el Departamento de Biología Vegetal (Área de Botánica) de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga, se considera finalizado y puede ser presentado para su exposición y defensa, como Tesis Doctoral, habiéndose alcanzado los objetivos propuestos.

Y para que así conste, a efectos administrativos para la obtención del grado de Doctor con mención de Doctor Internacional, firmo el presente informe en Málaga, a 3 de junio de 2016.



Fdo. Dr. Andrés Vicente Pérez Latorre



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Antonio Flores Moya, Catedrático de Botánica, y en calidad de Director en funciones del Departamento de Biología Vegetal de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga,

INFORMA:

Que el trabajo de investigación "Tipos funcionales (fenomorfología y ecomorfología) de la flora y vegetación serpentinícola mediterránea en Andalucía y California", llevado a cabo por la D^a Noelia Hidalgo Triana ha sido realizado en este Departamento.

Y para que así conste, a efectos administrativos para la obtención del grado de Doctor, con mención de Doctor Internacional, firmo el presente informe en Málaga, a 3 de junio de 2016.

Fdo. Antonio Flores Moya

Agradecimientos

Este trabajo es fruto del esfuerzo, dedicación y sobre todo, del apoyo proporcionado por muchas personas a las que quiero expresar mi agradecimiento con estas líneas.

En primer lugar, a mi Director, el profesor Andrés V. Pérez Latorre, quiero expresar mi más profundo agradecimiento por haber confiado en mí desde el primer momento. Gracias por haberme ayudado en todo cuanto ha estado en tu mano, y sobre todo por iniciarme en la Botánica, la Fenología y la Ecomorfología. Al final has conseguido hacer de mí una "serpentinófila".

Al catedrático Baltasar Cabezudo, por haberme incluido en su grupo de investigación, por todo su apoyo técnico a través del Departamento, por todas sus aportaciones y correcciones a mi trabajo, pero sobre todo por su empeño en que pudiera realizar esta Tesis.

Al catedrático y actual director del Departamento de Botánica, Antonio Flores, por toda su ayuda y paciencia conmigo en el tratamiento estadístico de los datos.

A los miembros del tribunal, especialmente a Sara Palacio, y a los evaluadores externos, por sus aportaciones durante el proceso de revisión las cuáles han hecho mejorar mucho la presente memoria.

A todos los compañeros del Departamento de Biología Vegetal, profesores, becarios, personal de administración y servicios, por los momentos brindados durante estos años y por vuestros apoyos y consejos. Han sido tantos los momentos que he vivido con vosotros, que son muchos las buenas anécdotas que se me vienen a la cabeza. Gracias a "mi compi" del laboratorio número 4, el profesor Enrique Salvo, con quien he compartido verdaderos ratos de risa por su gran humor y con quien he

establecido un verdadero lazo de amistad, a pesar de que tuve que "alejarme de él" si quería terminar esta tesis. He de reconocer que echo de menos los buenos ratos que pasábamos. También a Alfredo, con quien he compartido buenos ratos en ese mismo laboratorio. Poco ha sido el tiempo que he estado compartiendo sitio con la profesora Elena Bañares y con "mi compi" Marianela, pero muchas gracias por acogerme temporalmente en vuestro habitáculo de algas. A todos los compañeros de comida, David, Antonio Jiménez, Marta y Silvia, con quienes las comidas han sido mucho más amenas y divertidas. Gracias a las "secres del depart", Eva y Lola, por los instantes y risas vividas y, en especial, gracias a Lola por su consideración como una más de sus hijas. A Isabel Sánchez (del servicio de Doctorado) por la paciencia y ayuda durante todo el proceso de evaluación de la Tesis. A Ana, a quién le tengo especial afecto y cariño por todo lo que hemos compartido. A todos mis compañeros becarios/alumnos, algunos de ellos ya doctores y otros de reciente incorporación, gracias por vuestra ayuda y gracias por hacer del día a día mucho más ameno. En especial, a mis compañeras y amigas "Mane y Carmen", quiénes con un rato de café o fruta me hacían ver las cosas de otra manera.

A mi compañero y "jefe" de herbario, José, gracias por todo tu apoyo brindado durante estos años, los buenos ratos y por tu ayuda con la informática.

A mi gran amigo y últimamente compañero de herbario, Manuel Pavón quien me ha enseñado mucho de Fitosociología.

Poco es el tiempo que llevo en el laboratorio de polen, pero el suficiente para dedicar unas líneas a la profesora María del Mar Trigo por acogerme en él, a Dorra por su amabilidad y a la profesora Marta Recio, a la que le tengo especial afecto por su apoyo, comprensión y buenos ratitos compartidos.

Gracias a todos los compañeros conocidos durante mi estancia predoctoral en California por su ayuda, pero sobre todo por el apoyo durante esos tres meses. Especialmente, gracias al profesor José Gómez Zotano por brindarme su contacto, y

al profesor Jim Thorne por acogerme en el "Department of Environmental Science and Policy of the UC" y por proporcionarme su ayuda. También agradecer todo el soporte técnico prestado por las técnicas de herbario Ellen Dean y Jean Shepard y por Catherine Koehler, la directora de la Reserva McLaughlin. Gracias a Susan Fawcett, al profesor Hugh Safford y la profesora Susan Harrison por la ayuda prestada con la flora serpentínica, y a Eric por sus paseos en coche a la reserva. Y no podría olvidarme de mi familia de acogida durante la estancia: Joe, algo más que mi casero y a quien le guardo un especial cariño por su persona; a "my sister Anna" por los buenos momentos vividos y la amistad forjada durante ese corto pero suficiente tiempo; y al resto de amigos que hicieron de mi estancia en California unos meses muy amenos y fructíferos.

Gracias a todos los componentes de la aventurada Plataforma "Sierra Bermeja: Parque Nacional" por dejarme aportar mi granito de arena a este proyecto y sobre todo, por hacerme creer que juntos podremos algún día lograr nuestro objetivo.

A mis amigos ambientólogos: Conchi, Espe, Dani, Estellita, Joaquin, Laura, Nestor y Tamara, gracias por soportarme y sufrir mi pasión por la botánica durante la carrera. Y a mis amigas de toda la vida, quiénes ya van teniendo claro que "estudio algo relacionado con las plantas", gracias por siempre estar ahí: Ursu, Tyna, María José, Naza, María, Sandra, Jessi y Loli.

A toda la familia Hidalgo-Triana, en especial a mis padres y mi hermana por siempre creer y confiar en mí, y en especial a mi padre y mi abuela por trasmitirme su amor por las plantas y por la Naturaleza.

Y por último, a mi compañero de vida, Sergio, por todos estos años de comprensión y apoyo. Pero sobre todo, por esperarme siempre con una sonrisa. Él conoce cada paso, cada aventura, cada "berrinche" y cada alegría acontecidos durante todo este largo camino.

A TODOS, GRACIAS DE CORAZÓN.

Índice

Resumen	1
Abstract	3
Introducción general	19
1. Interés del estudio de los ecosistemas serpentínicos.....	20
2. Los afloramientos serpentínicos en el mundo.....	22
3. Los afloramientos serpentínicos del Sur de la Península Ibérica: Sierra Bermeja.....	23
4. Estado actual de los ecosistemas serpentínicos del Sur de la Península Ibérica: usos históricos, amenazas, perspectivas y conservación.....	25
5. Aplicación del estudio de tipos funcionales a los ecosistemas serpentínicos.....	27
5.1. La ecomorfología aplicada a estudios funcionales.....	28
5.2. La fenología aplicada a estudios funcionales.....	29
6. Bibliografía.....	30
Objetivos e hipótesis	41
Estructura de la memoria	44
Área y taxones de estudio	46
1. Área de estudio.....	46
1.1. Características geográficas, físicas y químicas de las parcelas de estudio.....	47
1.1.1. Geografía.....	47
1.1.2. Geología.....	48
1.1.3. Edafología.....	49
1.1.4. Biogeografía.....	50
1.2. Caracterización bioclimática del área de estudio.....	52
1.2.1. De la parcela baja (PB).....	52
1.2.2. De la parcela alta (PA).....	54
2. Cronología del período de muestreo de campo.....	55
3. Evolución de la temperatura (T) y de la precipitación (P) durante el período de muestreo.....	55
3.1. De la parcela baja (PB).....	55
3.2. De la parcela alta (PA).....	57
4. Variables ambientales <i>in situ</i> : temperatura a nivel del suelo y humedad del suelo.....	58
5. Especies de estudio.....	58
5.1. Criterios de selección y especies estudiadas.....	58
5.2. Otras especies muestreadas fuera de las parcelas de detalle o representativa.....	61
6. Caracterización fitosociológica de las parcelas de estudio.....	62
6.1.1. Mediante el inventario fitosociológico.....	62
6.1.2. Esquema sintaxonómico.....	62
6.2. Mediante el transecto “line-intercept”.....	63
6.2.1. Transectos de PB.....	64
6.2.1. Transectos de PA.....	65
6.3. Curvas de especie-distancia.....	66
7. Bibliografía.....	67
Apéndice I.- Inventarios fitosociológicos del matorral serpentínicola Sur-ibérico.....	70
Apéndice II.- Mapas de ubicación de las parcelas.....	77
Apéndice III.- Fotografías de las plantas estudiadas.....	79
Apéndice IV.- Pliegos de herbario alojados en el herbario MGC de la UMA.....	83

Apéndice V.- Transectos line-intercept de las parcelas de estudio.....	84
Apéndice VI.- Transectos e inventarios de forma comparativa.....	88

Capítulo 1. Estudio de los serpentinófitos Sur-Ibéricos.....	90
1. Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin.....	91
Abstract.....	92
Resumen.....	92
Introduction.....	92
Material and Methods.....	93
Study area.....	93
Serpentinophytes checklist.....	93
Data provided about serpentinophytes.....	94
Results.....	94
Obligate serpentinophytes.....	94
Preferential serpentinophytes.....	96
Subserpentinophytes.....	98
Other important species.....	98
Discussion.....	100
Acknowledgements.....	100
References.....	100
2. Nuevos serpentinófitos en el Sur de la Península Ibérica.....	102
3. Bibliografía.....	102
Capítulo 2. Tipos funcionales de la flora serpentina Sur-Ibérica. Fenomorfología.....	104
1. Introducción.....	104
2. Materiales y Métodos.....	111
2.1. Área de estudio y especies.....	111
2.2. Recolección de datos.....	111
2.3. Calendarios, patrones (fenológicos) e índices fenofásicos.....	116
2.4. Análisis estadístico.....	119
3. Resultados.....	120
3.1. Descripciones fenomorfológicas.....	120
3.1.1. De los taxones estudiados en la Parcela Baja (PB).....	120
3.1.1. De los taxones estudiados en la Parcela Alta (PA).....	124
3.1.3. De los taxones estudiados fuera de las parcelas PB y PA.....	129
3.2. Calendarios fenofásicos.....	130
3.2.1. Calendarios de los taxones de la Parcela Baja (PB).....	130
3.2.2. Calendarios de los taxones de la Parcela Alta (PA).....	132
3.2.3. Calendarios para un mismo taxón en ambas parcelas (PB y PA): diferencias altitudinales.....	133
3.3. Comparación estadística temporal y espacial-bioclimática de los índices fenofásicos.....	133
4. Discusión.....	142
4.1. Descripciones fenomorfológicas y calendarios fenofásicos.....	142
4.1.2. De los taxones estudiados en la Parcela Baja (PB).....	142
4.1.2. De los taxones estudiados en la Parcela Alta (PA).....	147
4.2. Índices fenofásicos (comparación estadística temporal y espacial-bioclimática).....	150
5. Agradecimientos.....	159
6. Bibliografía.....	160
Apéndice I.- Ficha fenomorfológica de campo.....	171
Apéndice II. Calendarios fenofásicos de los taxones estudiados.....	172

Apéndice III.- Índices fenofásicos de los táxones estudiados en PB y PA.....	176
--	-----

Capítulo 2. Tipos funcionales de la flora serpentínica Sur-Ibérica. Ecomorfología.....	177
1. Introducción.....	177
2. Materiales y Métodos.....	181
2.1. Área de estudio y especies.....	181
2.2. Recolección de datos.....	181
2.3. Análisis de los datos.....	182
2.4. Índice Sri.....	185
3. Resultados.....	185
3.1. Estudio detallado de los taxones que viven sobre las serpentinas: descripciones ecomorfológicas.....	185
3.1.1. De los taxones estudiados en la Parcela Baja (PB).....	185
3.1.2. De los taxones estudiados en la Parcela Alta (PA).....	195
3.1.3. De los taxones estudiados fuera de las parcelas (PB y PA).....	204
3.1.4. Caracteres funcionales que definen a los serpentinófitos estudiados.....	205
3.2. Resultados de los ACP's.....	208
3.2.1. De la Parcela Baja (PB).....	208
3.2.2. De la Parcela Alta (PA)	208
3.3. Resultados del análisis de clúster: Grupos funcionales.....	210
3.3.1. Grupos funcionales de la Parcela Baja (PB).....	210
3.3.2. Grupos funcionales de la Parcela Alta (PA)	211
3.4. Índice Sri.....	212
4. Discusión.....	212
4.1. Sobre las observaciones en las descripciones ecomorfológicas.....	212
4.2. Caracteres funcionales de los serpentinófitos y plantas Mediterráneas del ecosistema estudiado.....	213
4.3. Sobre los ACP's.....	216
4.4. Sobre los Grupos Funcionales (FG's).....	216
5. Agradecimientos.....	229
6. Bibliografía.....	219
Apéndice I.- Caracteres funcionales y su significado adaptativo.....	231
Apéndice II.- Ficha ecomorfológica de campo.....	242
Apéndice III.- Principales caracteres ecomorfológicos de los serpentinófitos estrictos estudiados en PB y en PA.....	244
Apéndice IV.- Tablas y dendrogramas de grupos funcionales (FG's).....	248

Capítulo 2. Tipos funcionales de la flora serpentínica Sur-Ibérica. Regeneración post-fuego.....	252
1. Regeneración post fuego: un carácter funcional muy importante en el ecosistema Mediterráneo.....	252
2. Material y Métodos.....	254
3. Resultados y discusión.....	255
4. Bibliografía.....	259
Apéndice I.- Estructuras de regeneración post-fuego de algunas de las plantas estudiadas.....	262

Capítulo 2. Tipos funcionales de la flora serpentínica Sur-Ibérica. Serpentinomorfosis.....	264
1. Serpentinomorfosis y su posible aplicación a la taxonomía.....	264
2. Bibliografía.....	267

Capítulo 3. Functional types of a serpentine Chaparral of California.....	268
1. Introducción.....	269
2. Material and methods.....	276

2.1. Study site.....	276
2.1.2. Geology.....	277
2.1.3. Bioclimatic indexes.....	277
2.1.4. Vegetation.....	277
2.2. Sampling methods.....	278
2.2.1. Studied species.....	278
2.2.1. Ecomorphology.....	281
2.3. Statistical analysis.....	281
3. Results.....	283
3.1. Ecomorphological descriptions of the species.....	283
3.2. Distribution of families in the Californian chaparral.....	288
3.3. Ecomorphological description of the community.....	288
3.4. PCA: Main functional traits (characters).....	289
3.5. Results of the clustering analysis: Functional Groups (FG's).....	290
4. Discussion.....	291
4.1. About the functional traits of the serpentine Chaparral.....	291
4.2. About functional groups.....	293
5. Acknowledgements.....	295
6. References.....	295
Appendice I.- Inventory.....	307
Appendice II.- Voucher specimens of the studied species (stored in the MGC Herbarium).....	308
Apéndice III.- Functional traits.....	309
Appendice IV.- Table and dendrogram of functional groups.....	313

Capítulo 4. Tipos funcionales del matorral serpentinícola Sur-Ibérico y de California.....315

1. Introducción.....	316
2. Materiales y Métodos.....	321
2.1. Patrones fenológicos matorral serpentinícola Sur-Ibérico.....	321
2.1.1. Caracterización fenológica del matorral serpentinícola Sur-Ibérico.....	321
2.1.2. Contenido en materia muerta.....	321
2.1.3. Índice fenofásico de comunidades vegetales: APC.....	321
2.2. Ecomorfología del matorral serpentinícola Sur-Ibérico y del chaparral serpentinícola de California.....	322
2.2.1. Descripciones ecomorfológicas de las comunidades vegetales estudiadas..	322
2.2.2. Índice ecomorfológico de comunidades: EBC.....	322
3. Resultados.....	323
3.1. Patrones fenológicos del matorral serpentinícola Sur-Ibérico.....	323
3.1.1. Caracterización fenológica del matorral serpentinícola Sur-Ibérico.....	323
3.1.2. Contenido en materia muerta.....	325
3.1.3. Índice fenofásico de comunidades vegetales: APC.....	326
3.2. Ecomorfología del matorral serpentinícola Sur-Ibérico y del chaparral serpentinícola de California.....	328
3.2.1. Descripciones ecomorfológicas de las comunidades vegetales estudiadas..	328
3.2.2. EBC.....	330
4. Discusión.....	330
4.1. Patrones fenológicos del matorral serpentinícola Sur-Ibérico.....	330
4.1.1. Caracterización fenológica del matorral serpentinícola Sur-Ibérico.....	330
4.1.2. Comparación fenológica entre la comunidad vegetal de PB y la de PA.....	332
4.1.3. Contenido en materia muerta.....	332
4.1.4. Índice fenofásico de comunidades vegetales: APC.....	333
4.2. Ecomorfología del matorral serpentinícola Sur-Ibérico y del chaparral serpentinícola de California.....	333
4.2.1. Comparación de los tipos funcionales ecomorfológicos entre las parcelas de matorral serpentinícola ibérico.....	333

4.2.2. Comparación de los tipos funcionales ecomorfológicos entre las parcelas de matorral serpentínico ibérico y el chaparral serpentínico californiano.....	334
5. La gestión y conservación de especies y comunidades vegetales de los ecosistemas serpentínicos del Sur de la Península Ibérica.....	341
5.1. Planificación del uso y gestión en base a los resultados del estudio fenológico.....	341
5.2. Planificación del uso y gestión en base a los resultados del estudio ecomorfológico	343
5.3. Planificación del uso y gestión en base al estudio de las categorías de amenaza y/o protección de los serpentínófitos suribéricos.....	344
6. Bibliografía.....	346
Apéndice I.- Principales caracteres ecomorfológicos de los brezales, jarales, de las comunidades serpentínicas de PB y PA, y del chaparral serpentínico de California.....	356

Capítulo 5. Fenología y su dependencia de factores climático-ambientales.....	357
1. Introducción.....	358
2. Materiales y Métodos.....	359
2.1. Variables ambientales climáticas: Temperatura y Precipitación.....	359
2.2. Variables ambientales <i>in situ</i> : temperatura a nivel del suelo y humedad del suelo.....	360
2.3. Análisis estadístico.....	360
2.3.1. Correlaciones de Pearson.....	360
2.3.2. ANOVAS.....	360
2.3.3. Regresiones logísticas binarias.....	361
3. Resultados.....	362
3.1. Variables ambientales climáticas: Temperatura y Precipitación.....	362
3.2. Variables ambientales <i>in situ</i> : temperatura a nivel del suelo y humedad del suelo.....	364
3.2.1. Temperaturas.....	364
3.2.2. Humedad.....	365
3.3. Análisis estadístico: ANOVAS y correlaciones.....	366
3.3.1. Para los datos de PB.....	366
3.3.1.1 Correlaciones de Pearson.....	366
3.3.1.2. ANOVAS.....	366
3.3.2. Para los datos de PA.....	367
3.3.2.1 Correlaciones de Pearson.....	367
3.3.2.2. ANOVAS.....	367
3.3.3. Regresiones logísticas binarias (para PB y PA).....	368
4. Discusión.....	372
4.1. Variables ambientales climáticas <i>in situ</i>	372
4.2. Las regresiones logísticas binarias como herramienta predictiva en la fenología y su relación con los factores ambientales.....	373
5. Agradecimientos.....	376
6. Bibliografía.....	376
Apéndice I. Gráficos de regresiones logísticas binarias de taxones estudiados en PB y PA... 380	

Capítulo 6. Aplicación de nuevas técnicas para el estudio de la Fenología: Teledetección.....	388
1. Introducción.....	389
2. Materiales y Métodos.....	392
2.1. Área de estudio.....	392
2.2. Obtención de las imágenes de satélite.....	392
2.2.1. Del Sensor Terra MODIS.....	392
2.2.2. Del Sensor LANDSAT.....	393
2.3. Datos fenológicos <i>in situ</i>	394

2.4. Análisis estadístico.....	395
3. Resultados y discusión.....	395
3.1. Datos Del Sensor Terra MODIS.....	395
3.2. Datos Del Sensor LANDSAT.....	395
3.2.1. Valores estacionales de NDVI.....	395
3.2.2. Valores estacionales de NDVI y de las variables fenológicas.....	396
3.2.3. Regresiones lineales entre las variables fenológicas y el NDVI.....	398
4. Conclusiones.....	403
5. Agradecimientos.....	403
6. Bibliografía.....	404
Capítulo 7. Aplicación de estudios de tipos funcionales a la taxonomía.....	407
<i>Euphorbia flavicoma</i> subsp. <i>bermejense</i> (Euphorbiaceae): a new obligate serpentinophyte from the southern Iberian Peninsula.....	408
Abstract.....	409
1. Introduction.....	409
2. Material & Methods.....	412
2.1 Study site.....	412
2.2 Methods.....	412
3. Results.....	414
4. Acknowledgments.....	421
5. References.....	421
Conclusiones generales.....	426
Conclusions.....	432

Lista de abreviaturas

PB: parcela baja

PA: parcela alta

Capítulo 2: Fenología

DVG: Crecimiento vegetativo del dolicoblasto

BVG: Crecimiento vegetativo del braquiblasto

LSD: Caída de hojas del dolicoblasto

LSB: Caída de hojas del braquiblasto

FBF: Formación de yemas florales

F: Floración

FS: Fructificación

SD: Dispersión

DM: Materia muerta

APS: Periodo fenofásico activo de las especies; Active Phenophasic Period of the Species

APC: Periodo de actividad fenofásica de la comunidad; phenophasic activity of the community

RVA: Índice de actividad reproductiva/vegetativa de las especies; Index of reproductive/vegetative Activity of the Specie

PSI: Índice de secuenciación fenofásica; phenophase sequence index.

PPT: Patrón fenofásico; Phenophasic pattern

ANOVA: análisis de la varianza; analysis of variance.

Capítulo 3: Ecomorfología

RB: Localización de las yemas de renovación; Location of renewal buds

H: Altura de la planta; Plant height

CD: Diámetro de copa; Crown diameter

DC: Densidad del dosel; Canopy density

S: Espinescencia; Spinescence

LSD: Tamaño de la hoja en cm^2 -hojas de dolicoblastos; Leaf size in cm^2 - larger leaves (dolicoblasts)

LSB: Tamaño de la hoja en cm^2 -hojas de braquiblastos; Leaf size in cm^2 - smaller leaves

T: Tomentosidad de la hoja; hairiness.

PS: Área hoja/ área de los tallos fotosintéticos (ratio); Leaf area/Assimilating stem area-ratio

DR: Profundidad del sistema radical; Depth of root system

BT: Tipo de rama; Branch type

PFT`s: plant functional types; tipos funcionales de plantas

ACP: análisis de componentes principales; principal component analysis

FG: functional group; grupo funcional

PFG: plant functional group; grupo funcional de plantas

Sri: Strategies Richness index

Capítulo 5

T: temperatura.

T_A: temperatura ambiental. **T_{A_0}:** del mismo mes; **T_{A_1}:** del mes anterior; **T_{A_2}:** de dos meses antes.

T₁: temperatura tomada a 1 cm. de profundidad en el suelo. **T_{1_0}:** del mismo mes; **T_{1_1}:** del mes anterior; **T_{1_2}:** de dos meses antes

T₁₀: temperatura tomada a 10 cm. de profundidad en el suelo. **T_{10_0}:** del mismo mes; **T_{10_1}:** del mes anterior; **T_{10_2}:** de dos meses antes.

H: humedad tomada a 20 cm. de profundidad en el suelo. **H₀:** del mismo mes; **H₁:** del mes anterior; **H₂:** de dos meses antes.

P: precipitación; **P₀:** del mismo mes; **P₁:** del mes anterior; **P₂:** de dos meses antes.

Capítulo 6

NDVI: Normalized Difference Vegetation Index.

Resumen

Las peridotitas son rocas poco habituales y con una composición particular: elevados contenidos de hierro y magnesio, metales pesados, poco calcio y deficiencia en nutrientes. Originan suelos áridos y tóxicos para las plantas. Sólo una parte de la flora se ha adaptado produciendo una gran cantidad de edafismos serpentínicos basados en el grado de tolerancia a la peridotita, con presencia de serpentinomorfosis y adaptaciones funcionales. Esto denota su importancia biológica y conservacionista.

En España hay un importante afloramiento peridotítico: Sierra Bermeja (Málaga), que cuenta con una gran cantidad de edafismos formando parte mayoritariamente del matorral.

En este contexto surge la presente memoria de doctorado, que pretende estudiar el ecosistema serpentínico (matorral) mediterráneo de Sierra Bermeja mediante la caracterización funcional de su flora y vegetación con fines de gestión y conservación. La existencia de ecosistemas similares en California (USA), ha permitido estudiar y comparar la ecomorfología de un Chaparral serpentínico.

La investigación llevada a cabo sobre la flora serpentínica suribérica ha arrojado la primera "checklist" de serpentinófitos ibéricos: 22 serpentinófitos obligados (más 3 incorporaciones recientes), 2 preferentes y 3 subserpentinófitos y se ha descrito un nuevo taxón serpentinófito.

El estudio funcional comprende información sobre 31 plantas árido-activas representadas en dos parcelas distribuidas a diferente altura en Sierra Bermeja.

Se ha estudiado la fenología de cada planta, obteniéndose 43 calendarios fenofásicos y 43 descripciones fenomorfológicas. Los principales patrones fenológicos a nivel de flora y vegetación se han definido mediante índices fenofásicos. Se ha puesto de manifiesto la dominancia de caméfitos dimórficos estacionales semidecíduos de verano. Las fenofases vegetativas (crecimiento) tienen lugar prácticamente durante todo el año (a excepción del verano, período de inactividad). Con respecto a las fenofases reproductivas, la floración es tardía (mayo-julio) con respecto a otros ecosistemas

mediterráneos, lo que podría ser una estrategia fenológica para los endemismos serpentinícolas. Las ligeras diferencias altitudinales detectadas (entre parcelas) podrían ser punto de partida para modelizaciones climáticas futuras.

El estudio ecomorfológico ha permitido la obtención de 43 descripciones ecomorfológicas de plantas, 3 descripciones a nivel de comunidad y obtener información sobre los caracteres y grupos funcionales de este ecosistema. El estudio pone de manifiesto la presencia dominante de caméfitos hemíxilos, de hojas malacófilas, tomentosas, de pequeño tamaño, de raíces axonomorfas y confirma la existencia de serpentinomorfosis en taxones como *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*. El estudio ecomorfológico del Chaparral ha evidenciado las semejanzas en cuanto a hoja-raíz y las diferencias respecto al tipo biológico (fundamentalmente fanerófitos) con los ecosistemas sur-ibéricos. La alta diversidad funcional de todos los ecosistemas estudiados (8 para PB, 7 para PA y 6 en el Chaparral FG) muestra su complejidad, su capacidad de resistencia ante posibles perturbaciones ambientales y su valor biológico. El estudio de la regeneración post-fuego confirma su resistencia.

El análisis del efecto de variables climáticas (temperatura-precipitación) y ambientales (humedad-temperatura del suelo) sobre la fenología ha revelado que la temperatura, más que la humedad, puede explicar y controlar el crecimiento de las plantas estudiadas.

Este estudio denota la alta diversidad funcional del ecosistema serpentinico Sur-Ibérico, aspecto clave en su gestión y conservación.

Abstract

Mención Internacional



Abstract

Peridotites and serpentine ecosystems

Peridotites are recognized as one of the most peculiar rock types on Earth, both for their plutonic igneous origin and chemical composition. Serpentine soils originate from this type of rock and are well known for their physical and chemical anomalies which contribute to present a hostile environment for plants. Anomalies, such as high Fe and Mg contents, a low Ca content, a deficiency of nutrients (N, P, K), infertility, toxic concentrations of heavy metals (Cr, Ni, Co, Va), very slow soil development and high xerothermicity characterize these soils. Such characteristics make serpentine habitats highly selective for plants and relatively few species, called serpentinophytes or serpentinophilous, are adapted to grow through the evolution on such a substrate. Studies on species adapted to this type of serpentine ecosystem are considered of great interest for the restoration of contaminated soils, the mining of heavy metals, the study of the evolution in extreme habitats, and in conservation biology surveys.

There are traditional ways of naming this flora, for instance endemic or obligate serpentinophytes, preferential taxa or bodenvag taxa (not very restrict). Obligate serpentinophytes may have a particular metabolism for avoiding the toxic effect of heavy metals. Moreover, some facultative species show a serpentine-morph syndrome, e.g. a complex of morpho-functional adaptations that distinguish the serpentine populations from those living on other substrates (stenophyllous, glabrous, glaucous, macro-rooted plants, plagiotropism and nanism). The high concentrations of magnesium in serpentine soils allow the presence of a magnesicolous flora that develops equally on serpentine and dolomite rocks.

Throughout the world, serpentine is widely present but only a 3 % of the Earth surface is covered of serpentine. Serpentine soils support distinctive vegetation and unique endemic species.

The most important area for obligate serpentinophytes in Europe is situated in the Balkans. The western most peridotite outcrops in the Mediterranean Basin are situated in

the south of the Iberian Peninsula (Andalusia) where they cover a total area of 430 km². Sierra Bermeja, the main study site for this PhD memory, is the biggest outcrop of Andalusia and of Spain, covering 319 km².

The special characteristics of serpentine ecosystems have meant that hundreds of researchers have studied the serpentines in the whole world from the seventies.

Functional types studies

Ecosystem ecologists have long recognized that the functional traits of organisms are key drivers of ecosystems properties. Thus, understanding potential changes in ecosystem properties depends on knowledge the traits that determine a species's response to environmental parameters (response traits), the traits that influence ecosystem properties (effect trait) and how they are related. Understanding the potential responses for different processes in response to different drivers of global change is a key question at the intersection of community and ecosystem ecology. But specific studies of the responses of the plants to the soils and to the climate, in terms of the functional traits, are not usual even less in serpentine ecosystems.

Studies in functional types in serpentine ecosystems of the world are limited, especially for scrubland. Moreover, in Spain and California these kinds of studies are practically inexistent. Some studies about functional traits in serpentine ecosystems have recognised drought stress adaptations, including reduced leaf size and sclerophylly (sclerophyllous leaves are almost always described as small, thick and leathery) and the two traits are linked as part of the drought tolerance strategy of the evergreen chaparral species: succulence and high root or strongly developed root systems, shoot biomass ratio and smaller size. Dry environmental conditions may select for species with traits that allow them to use nutrient and water resources more conservatively. The high content in Mg lead to species down-regulate lateral root growth, allocating more resources to deep-growing roots; for instance low soil resource availability in serpentine soil is associated with higher allocation to belowground storage, which could reduce the variability of aboveground biomass. Nutrient limitation is a major stressor in serpentine environments, and the mechanism of adaptation range widely. Slow growth rates and big root / shoot biomass ratios are common strategies to cope with nutrient deficiency. Strong nutrient limitation may directly reduce the potential impact of changes in temperature and rainfall

on plant growth, as evidenced by studies showing that communities respond to the alteration of one resource or condition (e.g. temperature) only after the removal of limitation by another resource or condition (e.g. nutrients). Mycorrhizae and fungal mutualist are crucial for plant P uptake and may affect the balance in other elements, for this reasons studies on this thematic shown that in serpentine ecosystems there were more associations with fungal species. Lower specific leaf area or SLA (due to thicker and/or denser leaves) contributes to long leaf longevity, nutrient retention, and protection from desiccation. Consequently SLA is specifically lower in serpentine communities. Small leaf size reduces boundary layer resistance, and helps to maintain favourable leaf temperatures and higher photosynthetic water-use efficiency under the combination of high solar radiation and low water availability (or low stomatal conductance). And the elevated levels of heavy metals also can affect plants, resulting in inhibition of root penetration and growth and metal exclusion or sequestration at the root or shoot level. Soil pH mediates heavy metals levels and can both ameliorate and increase their effect on plants. For instance, being a nickel hyper-accumulator may confer a defence against herbivory and symbioses with serpentine-tolerant ectomycorrhizal communities may facilitate adaptation to edaphic stressors on serpentine. With respect to adaptations to fire, island of serpentine soils can support populations of regionally or locally rare plants that appear to be escaping competition and/or frequent fire. These taxa include species that are adapted to fire-driven reproductive cycles but require sufficient time between fires to generate adequate germplasm to guarantee population persistence.

In summary, communities on serpentine may have higher levels of diversity in functional traits than communities on other types of soils and this may confer resistance to several ambient. Dry and infertile serpentine soils are dominated by a mixture of functional groups. Furthermore, serpentine ecosystems are important reservoirs for biodiversity as their flora includes a high number of rare and endemic species that present morphological and physiological adaptations to extreme conditions.

Objectives

In order to study the Mediterranean serpentine flora and vegetation of Sierra Bermeja (Spain), their conservation status and their functional types useful for the assessment, management and conservation of this valuable and sensitive ecosystem,

this PhD has been carried out. Moreover, the existence of Mediterranean peridotites outcrops in California (USA) led us to study the functional types (ecomorphology) of a serpentine Californian Chaparral.

Study site and species

The study comprises mainly information about shrublands with 31 arid-active plants distributed in 2 plots at different altitude in Sierra Bermeja (Andalusia, Spain). Geographical characteristics for the first plot: coordinates UTM (datum ETRS89): 30S304.507.65/4.039.560.77 m and altitude: 590 m. For the second plot: UTM (datum ETRS89): 30S302.870.59/4.039.286.46 m and altitude 1270 m. Voucher specimens of the studied species were kept in the MGC Herbarium of Malaga's University. Moreover, we have studied a Chaparral in California (USA) but the correspondent data are in a section below.

Study of the serpentinophytes

Firstly, we worked in the establishment of a complete ecological-floristic checklist of serpentinophytes in the Spanish peridotite outcrops. The recognition of serpentinophytes was made following six criteria used for floras inhabiting special substrata. The list of species exclusively or partially found on peridotite comprises 27 taxa with a variable degree of serpentinophily: (1) obligate serpentinophytes (22 obligate endemics); (2) preferential serpentinophytes (2 endemics), with populations located mainly on serpentine; and (3) subserpentinophytes, with some populations located on magnesium-rich substrata (3 endemics). Moreover, we studied their threat status. Latest researches carried out have added 3 new serpentinophytes to the previous list.

Study of the functional types of the serpentine flora of south Iberian Peninsula: Phenomorphology

We have studied the phenology and phenomorphology of ever selected plant during two years of field work. We studied the different vegetative (growth of dolichoblasts or DVG and growth of brachyblasts or BVG) and reproductive phenophases (flower bud formation or FBF, flowering or F, fruit setting or FS and seed dispersal or SD).

Thus, 43 phenophasic calendars and 43 phenomorphological descriptions were obtained with data of the two different years. Moreover, phenological indexes were calculated in order to study the phenological patterns of the species. The study showed that the majority of the flora is composed of summer-deciduous plants seasonally dimorphic chamaephytes. This is the main strategy of this Mediterranean species in order to escape frost damage during the winter and with a reduction of the transpiring biomass of plants during summer drought. One of such characteristics, is the presence of naked buds as their renewal structures which might favour the ability of Mediterranean subshrubs to perform an opportunistic growth around the annual life cycle.

With respect to the distribution of the phenophases around the year, the concentration of vegetative growth observed coincide with patterns described in drier and warmer Mediterranean regions: the maximum growth occurs in spring but also occurs in the autumn. So, in the serpentine ecosystem studied, growth occurs around the year except during the summer. Flowering was slightly delayed in comparison with other Mediterranean flora, concentrated on later spring-summer and very short in time spent in comparison with growth.

With respect to the indexes and patterns, the majority of the species achieved at about 12 APS, with phenophases even all year round. This pattern is doubt to the fact that species were most of the year growing (low RVA): they invest more resources in the growth to the detriment of the reproductive phenophases. The majority of species are sequencers ($PSI > 0.6$) due to the long phenophasic cycle. Pre-flowering and flowering come together with growth, so the strategies most common are PPT I.

Some of the detected differences in the patterns were due to the differences in altitude of the plots and so due to climatic influence.

Study of the functional types of the serpentine flora of south Iberian Peninsula: Ecomorphology

As regards ecomorphology of the south Iberian serpentine flora, we studied the functional traits of the 43 taxa distributed in the field (PB and PA) during the spring-early summer.

Thirty-eight characters of those proposed by Orshan (1986) were studied as well as fruit type (fleshy, dry). The functional traits studied are in relation with above-ground shoot

system, with the photosynthetic organs, below-ground organs (root system), longevity and seasonality and with regeneration, multiplication and trophism. Afterwards a species/character data matrix was made for each studied species.

Then, we made 43 ecomorphological descriptions that showed that the flora is composed of chamaephyte and hemixyle plants of a reduced size, with malacophyllous, hairy and small-sized leaves, semideciduous seasonality and with tap roots (shallow root systems).

Moreover, with these ecomorphological data and the correspondent statistical analyses (principal component analysis and neighbour-joining clustering based on Euclidean distances) by the free software PAST 3 we obtained the functional groups of the community: 8 plant functional groups (PFG's; $Sri=0.4$) for PB and 7 for PA ($Sri=0.33$). This high content of functional groups showed a high functional diversity and complexity but also with fragility. However, some of the obtained functional groups are composed of few plants, in other words, there are few redundant species. It is important to consider this aspect in the management and conservation of these ecosystems because if some of the species disappear, there is a risk that such function disappear of the whole ecosystem. The results evidenced that serpentine plant communities are a good habitat in order to know the main characters and strategies of this particular flora.

Fire

During the study of the functional types of the serpentine flora in Sierra Bermeja, the presence of a fire in another serpentine ecosystem in Malaga (Sierra Alpujata) give us the opportunity to study in depth the strategies of survival after fire in the serpentine flora. The results showed that the majority of them are adapted to fire and they survive generally by vegetative regeneration from epicormic buds below ground. The regeneration by aerial organs was around 55 % and by germination around 19 %.

The phenomenon of serpentinomorphoses in the studied flora: the case of *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*

The study about functional types has led to detect several differences between the populations of *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* which inhabits exclusively on serpentine

soils and the populations inhabiting on siliceous substrata of gneiss. Some of the characters were according with the phenomenon of the serpentinomorphoses (nanism, plagiotropism, high hairiness and stenophylly).

Study of the functional types of a serpentine Chaparral of California: Ecomorphology

As regards ecomorphology of the serpentine flora of California, we studied the functional traits of 18 taxa distributed in the field during the doctoral stay in California. Twenty-eight characters of those proposed by the methodology were studied. Afterwards a species/characters data matrix was made and the ecomorphological description of each species (18 ecomorphological descriptions) were made with all the studied characters. Also, the description of the studied community was made. Using the species/characters data matrix, a classification of the species and functional traits has been made based on the main characters and using statistical ordination to identify the major axes of variation in the functional traits in the studied species. The used traits database was built of all species (18) and modified only with the measurable trait variables. We classified the species based on the main measurable characters using a PCA performed with the free software PAST 3. Previous to the analysis, the variables were typified (by subtracting the mean, and dividing by the standard deviation) in order to avoid an unbalanced contribution of any of them. PCA was calculated for each extracted component with correlation (normalized var-covar) method. If this value was high to a specific component, it would be interpreted as an indicator of the weight of the component. In addition, it serves to explain the total variance. A neighbour-joining clustering of the measurable variables, based on Euclidean distances, was performed by using all the functional traits with PAST. In order to find functional groups (FG or coenomorphs) we realized the clustering analyses. The cluster cut level was determined manually so that each group and the resulting groups were interpretable and in line with the field observations.

The results showed that serpentine Californian Chaparral is composed basically of phanerophytes and holoxyle plants with reduced size, with malacophyllous and semi-sclerophyllous, hairy and small-sized leaves, semideciduous seasonality (plants experiment a partial leaf shedding during summer), and with tap roots (shallow root

systems). The majority of them are adapted to fire and they survive by vegetative regeneration from epicormic buds below ground.

The dendrogram of the species groups found in the whole community (coenomorphs) showed that there were 6 main functional groups (FG). Six main groups in 18 species corresponds with a S strategies Richness index or Sri of 0,33. So, this fact points to a high functional diversity and complexity.

Study of functional types at plant community level

The study of the functional types at species-level is important in order to know the specific patterns and adaptations of the species. And studies in functional types at communities-level can be very useful to understand the ecosystems and so contributing to the conservation of them.

We studied the phenology of the communities inhabiting the two plots studied in Sierra Bermeja, seeking for the evolution of the phenophases in the community around the year. Furthermore a phenological index was obtained: the APC (phenophasic activity of the community).

We studied the ecomorphology of the two communities of Sierra Bermeja and the ecomorphology of the Californian serpentine Chaparral, and we made the description of the three plant communities. Using the main characters of the plant communities, we realized a comparison between the Spanish serpentine ecosystems and the Californian one.

Even though both studied communities in Spain are different from a phytosociological point of view, the results showed the same phenological pattern according to the seasonality of the Mediterranean climate. Summer is the unfavourable period and it is harder for the serpentine flora in comparison with other Mediterranean communities (higher diminution of ACP during the summer in serpentine ecosystems).

The comparison between Californian chaparral and Spanish shrubland, both of them Mediterranean and serpentine ecosystems, provides interesting information with regards to ecomorphology. The greatest differences were found in the life form: chamaephyte (hemixyles and holoxyles) mainly in the Spanish serpentine ecosystems and phanerophytes (holoxyles) in the Californian serpentine ecosystems. But with respect to

the rest of the characters, there were more similarities than differences and the following text show some of them. With regards to plant height, among the Chaparral plants there were some phanerophytes but the size is small in comparison with other tall shrub phanerophytes. So, plant height is reduced according to the serpentinomorphism syndrome in both serpentine habitats. Moreover, canopy density is high in both localities. Another good example of difference between the two ecosystems is the bark consistence, which is different and exclusive in the Chaparral in comparison with the Spanish and Mediterranean vegetation. This could indicate the evolutive origin and significance of this character more than an adaptation to the Mediterranean clime. From both types of ecosystems, we obtained similar results with respect to the leaves: hairy, glaucous, malacophyllous, and with a reduced size (area) like showed the existent literature on serpentine ecosystems. These types of leaves are indicative of the aridity of the Mediterranean summer climate increased by the serpentine soils effect. Moreover, with respect to the roots, we found important similarities: tap root is present in the majority of studied plants, and it is indicative of an adaptation to the shallow soils and their chemical characteristics. The presence of lignotuber or burl was generalized, but especially in the Californian chaparral, indicating the potential of survival of these plants to the recurrent Mediterranean fires.

Study of the phenology from different perspectives

Phenology and the dependence with environmental and climatic factors

The departure point of this chapter is the idea indicated by the literature that phenology is heavily dependent on the climate, especially on temperature and precipitation. With this work, we proposed to find out more factors which may influence the phenology. In order to give an answer on this matter, we studied if the phenological variables respond to trends in the following climatic and environmental variables: air temperature, temperature at 1 cm. below the soil, temperature at 10 cm. below the soil which has a relation with the temperature at the roots depth, precipitation and humidity of the soil. Temperature below the soil was taken with a temperature measuring and humidity using measure humidity. We took 5 replicas monthly in each plot and for each variable.

Statistical analyses, based on logistic regression for a binary response of the phenophasical variables (FBF, F, FS, SD, DVG and BVG), were realized for each species of each plot and using all of the ambient and climatic factors listed above.

The best statistical relationship between phenology and environmental factors was due to the temperature at 1 c m. below soil surface. For herbaceous chamaephytes (*Arenaria montana* subsp. *intricata*, *Brachypodium retusum* subsp. *retusum*, *Bupleurum acutifolium*, *Bupleurum rigidum*, *Carex distachya*, *Euphorbia flavicoma* subsp. *flavicoma*, *Galium boissieranum*, *Linum narbonense* and *Sanguisorba verrucosa*), phenophasical variables like BVG, DVG, SD and FBF were in relation with the temperature at 1 and 10 cm. below the soil and also for the humidity. In holoxyle chamaephytes (*Alyssum serpyllifolium*, *Armeria colorata*, *Cistus salviifolius*, *Lavandula stoechas*, *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, *Stachelina baetica*, *Teucrium reverchonii*, *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense*, *Linum carratracense*, *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, *Genista triacanthos*), DVG was the phenophasic variable that showed the best correlation with the temperature at 1 cm. and at 10 cm. deep and, in several cases, with the humidity. For the taller plants (phanerophytes, *Phlomis purpurea*, *Ulex baeticus* subsp. *baeticus*, *Digitalis obscura* subsp. *laciniata*, *Cistus populifolius*, *Erica scoparia* subsp. *scoparia* and *Halimium atriplicifolium* subsp. *atriplicifolium*) DVG and BVG only showed relation with the temperature at 1 and 10 cm. deep.

Moreover, growth was bounded by high temperatures (in 1 cm. below soil) but not by the low content of humidity of the soil. And precipitation was a variable not important in the phenology of the studied plants. The results indicated a temperature threshold for the growth of the plants which can compromise their ability to grow if the temperature increases as the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) indicated.

Application of new technologies to study phenology: remote sensing

The existence of the remote sensing techniques and their application to the phenology studies could be useful as an alternative to the field work depending on the resolution of the studies.

In order to verify the consistency and reliability of the data from remote sensing, we compared data from remote sensing and the phenological data from the field work (with respect to the vegetative and reproductive phenophases).

For the remote sensing data, we used those from Landsat server in order to calculate monthly the NDVI index of each plot with the correspondent atmospheric corrections (dark-object subtraction, DOS). For the phenological data, we used data corresponding to the phenological phenophases (F, FBF, FS, SD, DVG and BVG) of the studied communities, represented by the percentage of species which presented the correspondent phenophase in the Sierra Bermeja plots monthly for the two years of the study.

The statistical analyses (correlations and linear regressions) indicated that the coefficient of correlation better achieved occurred between vegetative phenophases and NDVI index. Inversely between reproductive phenophases (around 0.8) and NDVI index the coefficients were low (for instance 0.1).

Several disadvantages due to the characteristic of the ecosystem were detected like the rockiness and the presence of the clouds permanently. Due to the proximity to the Strait of Gibraltar. These are factors that might have affected to our study. For future research, we are currently working on the development of new phenological indexes and looking for new satellite data in order to improve the results.

Application of functional types to the taxonomy: *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* (Euphorbiaceae): a new obligate serpentinophyte from the southern Iberian Peninsula

The genus *Euphorbia* (Euphorbiaceae) includes at least 2100 species distributed through temperate and tropical areas of all the continents. Four major clades were identified in the first phylogenetic investigation of *Euphorbia*. These clades were later formalized as four subgenera: E. subg. *Rhizanthium* (Boiss.) Wheeler, E. subg. *Esula* Pers., E. subg. *Euphorbia*, and E. subg. *Chamaesyce* Raf.

Euphorbia flavicoma Candolle is placed in the group of *Euphorbia* subg. *Esula* and the distribution comprises the central and southern part of Europe. In the Iberian Peninsula, the group of taxa included in *Euphorbia flavicoma* is composed of 3

subspecies: subsp. *flavicom*a Candolle, subsp. *occidentalis* Laínz and subsp. *giselae* Pallisé. This group was previously studied by Pallisé in his PhD thesis, where he recorded the presence of *E. flavicom*a subsp. *flavicom*a in the Mediterranean Region from Bosnia to the South of the Iberian Peninsula and *E. flavicom*a subsp. *giselae* in the ultramafic outcrops of Sierra Bermeja (Malaga, Spain), sharing the same area that the typical subspecies. Similarly, Pallisé (1993) found that *E. flavicom*a subsp. *giselae* also occurred in a population in the southeast of France, in Provence-Les Alpes, Saint Benoît.

When describing the subspecies *giselae* and its two disjunct populations, Pallisé mentioned several morphological discrepancies between the Spanish and French populations in relation to the hairiness of the plant and the leaf shape. Pallisé argued that with more studies, Spanish population in the Sierra Bermeja could be assigned with a new taxonomic rank. Apart from these morphological differences, the habitat of the subsp. *giselae* in France was described by Pallisé as clayey and calcareous-rocky, while in the Sierra Bermeja rocks are ultramafic peridotite.

For all these reasons, we consider that Sierra Bermeja population of *E. flavicom*a subsp. *giselae* may be differentiated from the French population, as representing a new subspecies which exclusively inhabits the Sierra Bermeja and which has its own characters and habitat.

The ultramafic outcrop of Sierra Bermeja was sampled from 2012 to 2014 to study the populations of *E. flavicom*a s.l., focusing efforts on locating *E. flavicom*a subsp. *giselae* which had not been seen since the 1970s. Sampling was designed according to the chorological data of the voucher specimens consulted at the “Global Biodiversity Information Facility in Spain” (GBIF).

After studying the distribution area of *E. flavicom*a subsp. *giselae* in Sierra Bermeja, we only found one population which has been studied at the population level, identifying and counting the number of individuals of *E. flavicom*a subsp. *giselae* and *E. flavicom*a subsp. *flavicom*a which shared a reduced population area.

To study the French population of *E. flavicom*a subsp. *giselae*, the Madrid Herbarium (MA) kindly provided several specimens, which were studied following Pallisé keys. Moreover, we studied material of *E. flavicom*a subsp. *flavicom*a collected in different localities in Southern Iberian Peninsula and *E. flavicom*a subsp. *giselae* from Sierra Bermeja specimens of the MGC Herbarium.

Using a Multizoom Nikon microscope, AZ-100 model, with a digital freeze camera Nikon Digital Sight DS-5Mc, leaves, flowers, and fruits of voucher specimens of *E. flavicom* subsp. *flavicom* of Sierra Bermeja and of *Euphorbia flavicom* subsp. *giselae* from the Sierra Bermeja and Alps were photographed.

The ecomorphology and phenomorphology of *E. flavicom* subsp. *flavicom* and *Euphorbia flavicom* subsp. *giselae* populations from Sierra Bermeja were studied following Orshan's methodology. The results of this study are used in the description and phenological calendar of the new subspecies.

The new taxon *E. flavicom* subsp. *bermejense* is differentiated from the other two similar taxa by several morphological and ecological characters: (1) Biological type following Raunkiaer: it is different in *E. flavicom* subsp. *giselae* from the other two subspecies. (2) Hairiness in leaves, inflorescences and stems: this character makes differences in morphology and especially in abundance: *E. flavicom* subsp. *flavicom* only has hair on the stems, while *E. flavicom* subsp. *giselae* is very hairy with reflexed and long hairs, and *E. flavicom* subsp. *bermejense* is very hairy mainly in the leaves but the hairs are appressed and short. (3) Leaf margin colour: always reddish in *E. flavicom* subsp. *bermejense*. (4) Lamina shape: distinguishes the subspecies *giselae* from the others. (5) Ecology: only *E. flavicom* subsp. *bermejense* is restricted to rocky serpentine soils.

The results from the population study undertaken in the area where individuals of *E. flavicom* subsp. *bermejense* were previously found indicated that in a total of 165 individuals inhabiting 5000 m², 81 (49.09 %) were showed the characteristics of *E. flavicom* subsp. *flavicom*, 22 (13.33 %) were individuals with the characteristics of *E. flavicom* subsp. *bermejense* and 62 (37.6 %) had intermediate characteristics between the two taxa (intermediate form). Some individuals have the same characters as the new subspecies but are glabrous. This phenomenon might suggest that they are suffering one of the syndromes of serpentinomorphism: glabrescence. This question should be addressed because the phenomenon may be affecting the new subspecies, which shows nanism (cushion scrub), reddening (leaf margin) and it is a macro-rooted plant.

The new taxon only inhabits peridotite soils, more specifically hazburguites, which are peridotites with a high amount of olivine and heavy metals. *E. flavicom* subsp. *bermejense* is a subspecies endemic to the south of peninsular Spain, restricted to the

province of Malaga in a unique population in Sierra Bermeja on serpentine soils, so this taxon should be considered as an edaphic-endemic taxon and obligate serpentinophyte according to Pérez Latorre *et al.* (2013).

The small distribution area ($<0.005 \text{ km}^2$), the low number of adults (22 adults and so with a population consisting of fewer than 250 mature individuals) and its area of occupancy and location (less than 10 km^2 and one location) make this taxon worthy of inclusion in the CR category of the IUCN Red List and conservation measures are needed. The threat to the taxon could be even greater if the hybridization process between *E. flavicoma* subsp. *flavicoma* and *E. flavicoma* subsp. *bermejense*, results in “intermediate” individuals, as founded. This phenomenon of aggressive hybridization has been tested by Cabezudo *et al.* (1999) with other endangered and very scarce taxa such as *Rosmarinus tomentosus* and *R. officinalis* which were seen to be generating an intermediate form (*R. x mendizabali*).

Conclusions

We obtained a checklist of serpentinophytes of the southern Iberian Peninsula composed of 22 obligate serpentinophytes. Latest research carried out has added 3 serpentinophytes to the previous list and one of them is a new subspecies for Sierra Bermeja founded in this work.

As regards ecomorphology, serpentine south-Iberian flora is composed mainly of chamaephyte and hemixyle plants of a reduced size, with malacophyllous, hairy, small-sized leaves, semideciduous seasonality, and with tap roots (shallow root systems). The majority of them are adapted to fire and they survive by vegetative regeneration from epicormic buds below ground. The analysis of the functional groups showed a high functional diversity and complexity but with fragility.

As regards phenology, the studied flora is basically composed of seasonally dimorphic species and summer-deciduous. The plants have a high activity during the whole year (high APS) except during the summer, with a sequential arrangement of phenophases, and they invest more resources in the growth to the detriment of the reproductive phenophases. Pre-flowering and flowering coincide with growth. The phenological differences detected between the plots (due to the altitude) could be used

for future climate change modelling. The serpentine flora showed a delay on the flowering time in comparison with other Mediterranean flora.

In the case of serpentine Californian chaparral, it is composed of phanerophytes and holoxyte plants with reduced size, with malacophyllous and semi-sclerophyllous, hairy, small-sized leaves and semideciduous seasonality, and with tap roots (shallow root systems). The majority of them are adapted to fire surviving by vegetative regeneration from epicormic buds below ground. The analysis of the functional groups showed a high functional diversity and complexity.

The studied communities showed the same phenological pattern according to the seasonality of the Mediterranean climate. Summer is the unfavourable period and it is harder for the serpentine flora in comparison with another Mediterranean communities. The comparison between Californian chaparral and Spanish serpentine shrubland provides interesting information with regards to ecomorphology. The greatest differences were in the biological type and the characters in relation to leaves and roots were similar.

The best statistical relationship between phenology and environmental factors was due to the temperature at 1 c m. below soil surface. Growth was bounded by high temperatures (in 1 cm below soil) but not by the humidity of the soil.

With respect to the use of remote sensing for the study of phenology, we tested regressions between NDVI index and dolichoblast vegetative growth and with flower bud formation which may be indicating that remote sensing could be used to monitoring phenology considered at a local scale.

The majority of the serpentinophytes are threatened (included in the Spanish and Andalusian red lists). The percentage of obligate serpentinophytes threatened is 59 % (13 taxa), of which 45 % (10 taxa) are included in the two high risk categories (CR and EN) and 15% (3 taxa) are classified as VU. But they are not all protected by the legislation: only 5 of the obligate serpentinophytes are protected by the Andalusian laws.

The study of the functional types has provided important data for making recommendations regarding the use and management of this important and appreciated ecosystem which hold an important diversity of flora and functional groups.

Introducción general



Introducción general

1. Interés del estudio de los ecosistemas serpentínicos

La **serpentina** es un mineral y las rocas formadas por serpentininas se denominan serpentinitas. La serpentina se forma por la alteración de los minerales olivinos y piroxenos, los cuales se encuentran de forma abundante en las rocas denominadas peridotitas, un tipo de roca **ultramáfica**. Este término de roca ultramáfica se utiliza para aquellas que están compuestas de olivinos y piroxenos en más de un 90 % de su composición y la mayoría de las rocas ultramáficas proceden del manto. Por ello, tanto peridotitas como serpentinitas son rocas ultramáficas y los ecosistemas compuestos por dichas rocas se conocen de forma general como ecosistemas ultramáficos, **ecosistemas serpentínicos** o **ecosistemas peridotíticos** (Harrison & Rajakaruna, 2011). La ascensión de esta roca hacia la superficie terrestre se produjo hace tan solo unos 25 millones de años.

Esta composición química las convierte en unas de las rocas más originales del planeta. Contienen principalmente **silicatos** del tipo **olivino** y **piroxenos**, que son silicatos con una estructura y composición característica: abundan los elementos **Mg, Fe** y por supuesto **Si** y **O**. En general, a las rocas ultramáficas con mezcla de olivinos y piroxenos se les denomina peridotitas y cuando predomina el olivino se les conoce como dunitas. A su vez, la peridotita se clasificará como harzburgita si el piroxeno principal es pobre en calcio, lherzolita si tiene las mismas cantidades de enstatita (piroxeno pobre en calcio) y de dióxido (piroxeno rico en calcio) y wehrlita si el piroxeno es dióxido en su mayoría (Harrison & Rajakaruna, 2011). Estos materiales originan suelos con alto contenido en Fe y Mg y **bajo en Ca, deficiencias de nutrientes** (N, P, K) e **infertilidad**, concentraciones tóxicas de **metales pesados** (Cr, Ni, Co, Va, etc.), **edafización lenta** o imposibilitada por la gran cantidad de roca y elevada **xerothermicidad** (Whitaker, 1954; López-González, 1975; Brooks, 1987).

Estas características, entre otras, hacen que los hábitats serpentínicos sean muy interesantes desde el punto de vista ecológico y prueba de ello es que los investigadores

han originado una gran cantidad de trabajos desde 1975, cuando Proctor & Woodell produjeron la primera revisión sobre la ecología de las serpentininas. A continuación, Brooks (1987) realizó un estudio de las floras serpentinícolas en el mundo y Roberts & Proctor (1992) complementaron dicha obra. Desde los 90, han surgido una gran cantidad de trabajos centrados en los mecanismos de adaptación y de evolución de las plantas que viven en serpentininas a escalas globales pero también han surgido trabajos a escala regional de muchas de las regiones del planeta donde aflora la peridotita (por ejemplo Kruckeberg, 1984; Kruckeberg, 1992; Chiarucci, 2003; Stevanovic et al., 2003; Safford et al., 2005; Selvi, 2007; Tzonev et al., 2013; Pérez Latorre et al., 2013; Arundhati Pal & Paul, 2015). La última más relevante y moderna en términos de ecología y evolución de los ecosistemas serpentinicos es la obra de Harrison & Rajakaruna (2011).

Toda esta amplia producción científica ha generado un extenso conocimiento sobre las especies que viven en estos ecosistemas, especialmente acerca de los procesos selectivos que han permitido sólo a una pequeña parte de los táxones de las floras regionales evolucionar para adaptarse a crecer bajo estas condiciones (Selvi, 2007; Kazakou et al., 2008). Esto ha generado una cantidad importante de **endemismos**, los cuáles están basados en el grado de **tolerancia o restricción a la serpentina** y se consideran edafismos (Rivas Goday, 1974), que como clasificaron Safford et al. (2005) pueden ser endémicos, tolerantes y no tolerantes.

En el aspecto morfológico-funcional, por ejemplo, muchas de estas plantas van a presentar **serpentinomorfosis** (Pichi-Sermolli, 1948), que son variaciones morfológicas respecto a los tipos de su misma especie fuera de peridotitas, asociadas a la tolerancia a la serpentina (estenofilia -hojas más estrechas-, glabrescencia -reducción de pelos-, glaucescencia- se ven más blanquecinas o más claras-, macrorrizia- las raíces se vuelven más grandes por el xerofitismo-, plagiotropismo -estructuras aéreas más compactas y pulvinulares- y nanismo -menor biomasa o tamaño-). Otros estudios como los de Kruckeberg (1991, 2002); Ackerly (2003); Rajakaruna (2004); Von Wettberg & Wright (2011); Turner et al. (2010); Kay et al. (2011); O'Dell & Rajakaruna (2011); Anacker, et al. (2011); Anacker (2011), entre otros, han puesto de manifiesto muchos fenómenos de **especiación-evolución**. Otros han revelado la importancia de la **tolerancia a la sequía** para sobrevivir en suelos con serpentininas, por ejemplo Chiarucci (2003), quien identificó el estrés debido a la sequía como reto más importante que la

propia presencia de metales pesados para las plantas que vivían en serpentin (Italia). Muchos estudios han revelado la existencia de **mecanismos fisiológicos** de respuesta a la tolerancia de la serpentina, por ejemplo, existen plantas **hiperacumuladoras de níquel** (Brooks, 1998; van der Ent et al., 2012; Rascio & Navarri-izzo, 2011; Rufo & al., 2004; Díez-Garretas et al., 2009; Gall & Rajakaruna, 2013; Cecchi et al., 2013), o mecanismos fenológicos debidos a cambios en la morfología floral que afectan a la atracción de los polinizadores y/o a las visitas (Macnair, 1989): por ejemplo en *Collinsia sparsiflora*, el momento del pico de floración entre poblaciones de serpentin y fuera de serpentin difiere significativamente (Wright & Scherson, 2006).

También se han detectado anomalías **a nivel de comunidad vegetal**, siendo la estructura de las comunidades serpentinicas más **abierta** y de **baja densidad** y **cobertura**, con **poca riqueza de especies** y con **alta presencia de especies endémicas** en relación a regiones circundantes (Barbour & Major, 1977; Kruckeberg, 2002).

2. Los afloramientos serpentinicos en el mundo

Los afloramientos ultramáficos o serpentinicos, están presentes de forma generalizada en muchas zonas del mundo (fig. 1) pero la superficie que ocupan es muy escasa: cubren aproximadamente el 3 % de la superficie terrestre (Guillot & Hattori, 2013). Los mayores afloramientos se encuentran en Cuba, Nueva Caledonia, Indonesia, Islas Filipinas y Malasia pero hay afloramientos más pequeños en otros lugares del mundo como Albania, Australia, Bulgaria, Canadá, China, Cuba, República Checa, DR Congo, Francia, Alemania, Grecia, India, Irán, Italia, Japón, Corea del Sur, Portugal, Rusia, Sudáfrica, Sri Lanka, Reino Unido, Estados Unidos (California) y España (Brooks 1987; Baker et al., 1992; Roberts & Proctor, 1992; Jaffré et al., 1997; Anacker, 2011; Alexander et al., 2007; Chiarucci & Baker 2007; van der Ent et al., 2014; Harrison & Rajakaruna, 2011; Pérez Latorre et al., 2013; van der Ent et al., 2015a).

En Europa, la zona más importante en cuanto a acumulación de endemismos sobre serpentin es el área de los Balcanes (Stevanovic et al., 2003) con 123 taxones. Algunos de estos afloramientos pertenecen a la Región Mediterránea, siendo el afloramiento del Sur de la Península Ibérica el afloramiento más occidental de la Cuenca Mediterránea. Dentro de este afloramiento, se engloba el macizo de Sierra Bermeja

(Serranía de Ronda) donde se ubica el área de estudio principal de la presente memoria de tesis doctoral.

Un afloramiento a destacar por su riqueza en especies endémicas (aproximadamente unas 250 plantas endémicas; Safford et al., 2005) y por su extensión (más de 6000 km²) es el macizo serpentínico de California (Harrison et al., 2000). En una pequeña parte de dicho afloramiento también se ha establecido un área de estudio para la presente tesis, con motivo de la estancia doctoral allí realizada.



Figura 1. Distribución de los afloramientos serpentínicos en el mundo. Elaboración propia a partir de Harrison & Rajakaruna (2011) y de van der Ent et al. (2015b).

3. Los afloramientos serpentínicos del Sur de la Península Ibérica: Sierra Bermeja

Los afloramientos peridotíticos en la Península Ibérica se localizan en Portugal, Galicia, y en el sur de la Península en el sector occidental de las Cordilleras Béticas (Roberts & Proctor, 1992; fig. 2). Entre los macizos del sur, se localiza el afloramiento seleccionado para esta tesis: **Sierra Bermeja** (fig. 3), que es el macizo principal ocupando alrededor de 430 Km² (IGME, 1970, 1981). Sierra Alpujata y la Sierra de Aguas y la de La Robla (Carratraca) (Esteban et al., 2001; Yusta et al., 1985), son algunos otros afloramientos en la provincia de Málaga, además de otros de menor extensión como son la Sierra de Alozaina, Sierra Pelada y Sierra Mota (Coín), Sierra

Gorda (Alhaurín El Grande y Coín), Sierra de Cártama, Guaro y Sierra de Mijas (Mijas y Alhaurín el Grande) (fig. 3). También existen extensiones mucho menores de peridotitas en Almería (Sierra Nevada y Sierra de los Filabres) (fig. 2).

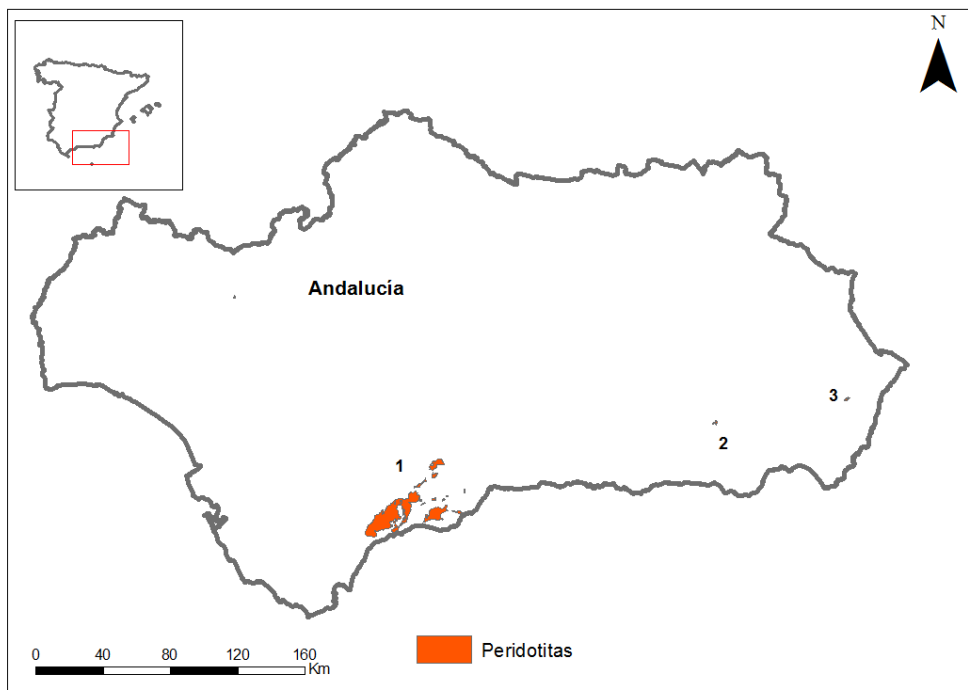


Figura 2. Afloramientos peridotíticos del sur de la Península Ibérica. 1. Sierra Bermeja y los afloramientos menores de la Serranía de Ronda. 2. Sierra Nevada (Almería). 3. Sierra de los Filabres (Lubrín, Almería). Elaboración propia utilizando el software ArcMap 10.1 (ESRI) y las coberturas disponibles en DERA.

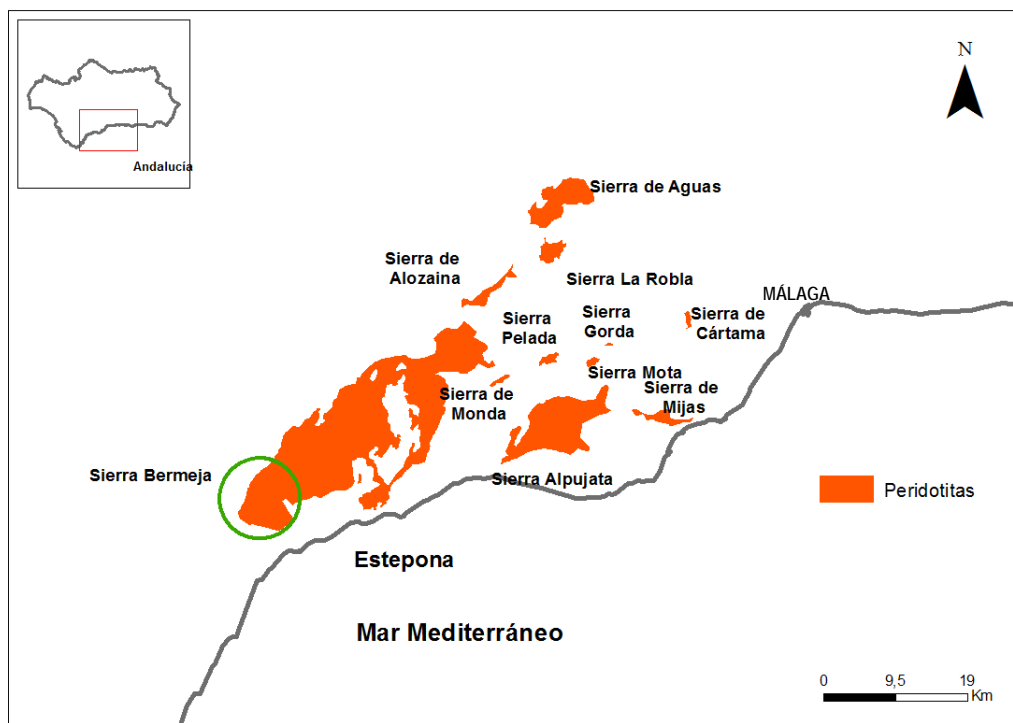


Figura 3. Situación de los principales afloramientos peridotíticos Sur-Ibéricos. El área de estudio se señala con un círculo de color verde. Elaboración propia utilizando el software ArcMap 10.1 (ESRI) y las coberturas disponibles en DERA.

4. Estado actual de los ecosistemas serpentínicos del Sur de la Península Ibérica: usos históricos, amenazas, perspectivas y conservación

La localización geográfica de Sierra Bermeja ha implicado un devenir histórico de civilizaciones distintas, que han ido otorgando diversos y sucesivos usos a lo largo de la historia (Gómez Zotano, 2006):

- **Uso forestal:** explotación forestal, especialmente de pino negral para carbón, resina y leña.
- **Uso minero:** desde la época fenicia se extraen minerales asociados a la peridotita: hierro, cobre, grafito, etc.

- **Usos agrícola y ganadero:** las escarpadas pendientes de este macizo, su alta pedregosidad junto con la toxicidad de los suelos, han descartado el uso agrícola de los mismos. Por el contrario, sí que se ha dado un aprovechamiento fundamental de ganado ovino, caprino y bovino. En la actualidad también se practica la apicultura.

- **Uso cinegético:** se trata de un recurso de escasa intensidad pero con presencia de caza mayor.

- **Uso pre-urbano y urbanístico:** desde épocas remotas, este sistema ha sido ocupado por civilizaciones diversas y en ocasiones ha sido utilizado como refugio. En la actualidad, su cercanía a la costa junto con su situación geográfica estratégica le otorgan un gran atractivo paisajístico y la convierten en una zona con una gran amenaza de ser urbanizada a pesar de sus figuras de protección provinciales, autonómicas, europeas y mundiales.

A nivel andaluz, el macizo cuenta con la figura de protección de **Paraje Natural Los Reales de Sierra Bermeja**, que fue otorgada mediante la Ley 2/1989, de 18 de julio, por la que se aprueba el inventario de Espacios Naturales Protegidos de Andalucía. Además, el Plan Especial de Protección del Medio Físico y Catálogo de Espacios y Bienes Protegidos de la provincia de Málaga, reconoce en Sierra Bermeja las figuras de **complejos serranos de interés ambiental de Sierra Bermeja (CS-24)** y también el **paraje natural excepcional de Los Reales de Sierra Bermeja**.

A nivel europeo, la red ecológica europea Natura 2000 en España estableció el **LIC** (lugares que contribuyen de forma apreciable a mantener o restablecer un tipo de hábitat natural) **“Los Reales de Sierra Bermeja” (ES6170004)**, que ahora ya es un Zona especial de conservación (**ZEC**). Además, mediante la Directiva relativa a la conservación de aves silvestre (Directiva 2009/147/CE del parlamento europeo y del consejo de 30 de noviembre de 2009), Sierra Bermeja cuenta con una zona de especial conservación para las aves (**ZEPA**).

Por último, la Red Española de Reservas de la Biosfera (RERB) de la UNESCO aprobó la **Reserva de la Biosfera Intercontinental del Mediterráneo entre Andalucía (España)-Marruecos**, en la que Sierra Bermeja está íntegramente incluida, con Los Reales de Sierra Bermeja como zona núcleo y el resto como zona tampón.

Además de las figuras de protección existentes hasta el momento, en el año 2007 se constituyó una plataforma (**Plataforma “Sierra Bermeja, Parque Nacional”**) con el

fin de solicitar para Sierra Bermeja la figura de Parque Nacional según la Ley 30/2014, de 3 de diciembre, de Parques Nacionales. Esta figura queda justificada por sus valores geológicos, botánicos, paisajísticos-biogeográficos, zoológicos, históricos, por la elevada cantidad de espacios y especies protegidas o amenazadas en el espacio propuesto y sobre todo por la exclusividad de sus ecosistemas en el ámbito nacional (VV., AA., 2016).

Si comparamos la figura de protección que tiene Sierra Bermeja en relación con otras zonas peridotíticas del mundo, existen referencias sobre varios parques otorgados en relación a estos mismos valores, como por ejemplo el parque nacional de Gros Morne (Canadá), el parque nacional Val Grande (Italia) y el Parque nacional de Pindo (North Pindos, Grecia). Sin embargo, en España la protección de Sierra Bermeja con las figuras de carácter autonómico que cuenta hasta la actualidad, de bajo régimen de protección, no garantizan la protección ni el reconocimiento de su exclusiva biodiversidad y geodiversidad, y dejan patente la necesidad de protección (VV., AA., 2016).

5. Aplicación del estudio de tipos funcionales a los ecosistemas serpentínicos

El estudio de los ecosistemas tomando como base su diversidad taxonómica asume, por un lado que todas las especies tienen la misma relevancia y su abundancia relativa determina su importancia relativa en el ecosistema, y por otro lado que todos los individuos son iguales sin importar su talla y peso (Magurran, 2005). Sin embargo, las especies no deben ser consideradas equivalentes, ya que la pérdida o adición de especies puede tener un impacto mayor o menor en los procesos ecosistémicos dependiendo de los rasgos funcionales (Tilman et al., 1997). Además, diferentes procesos pueden verse afectados por diversas especies o grupos funcionales (Tilman et al., 1997). Esta **nueva perspectiva funcional** en el análisis de la diversidad de los ecosistemas ha transformado el modo en el que los estudiamos: el estudio de la diversidad funcional en lugar de la identidad taxonómica de las especies es la clave para entender la relación entre la diversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Tilman et al. 1997; Hooper et al., 2005; McGill et al., 2006; Córdova-Tapia & Zambrano, 2015). El filtro que ejerce el hábitat puede ser un factor predictivo en los resultados en una comunidad con similares caracteres

funcionales (Yablon, 2013) o por el contrario puede no serlo como en comunidades con alta diversidad de caracteres (Pérez Latorre et al., 2010).

5.1. La ecomorfología aplicada a estudios funcionales

Los trabajos de **diversidad funcional** o **tipos funcionales** de las plantas son aquellos que se basan en el estudio de los caracteres **morfológicos**, **fisiológicos** y **fenológicos** (Martín-López et al., 2007) y en general llamados caracteres **ecomorfológicos** (Orshan, 1982, 1986). Estos son caracteres que pueden ser medidos en un organismo y están relacionados con un efecto sobre uno o más procesos ecológicos o con una respuesta a uno o más factores ambientales. El valor obtenido para un determinado carácter funcional en un determinado lugar y momento es denominado atributo (Lavorel et al., 1997) o expresión del carácter (Orshan, 1986) y dentro de una misma especie, el carácter funcional puede mostrar o no diferentes atributos a lo largo de diferentes gradientes ambientales o en diferentes momentos. Esto implica que diversos individuos o distintos fenotipos, ecotipos o estadios ontogenéticos de una misma especie puedan formar parte de diferentes grupos. Por tanto, aquí surge el concepto de **grupo funcional**, concepto muy útil para fines prácticos de gestión y conservación de los ecosistemas (Díaz et al., 2002; Lavorel et al., 2007).

Hay muchos estudios sobre tipos funcionales en los últimos años, lo que pone de manifiesto el crecimiento del campo de la diversidad funcional y sobre todo de sus aplicaciones. Entre las aplicaciones más relevantes de estos estudios están:

- **Clasificaciones funcionales** de las plantas atendiendo a sus patrones recurrentes de **especialización ecológica (grupos funcionales)** (por ejemplo, Box, 1987; Walker, 1992; Noble & Gitay, 1996; Díaz & Cabido, 1997; Wheier et al., 1999; Duckworth et al., 2000; Bellwood et al., 2002; Díaz et al., 2004; Pérez Latorre et al., 2007; Mouchet et al., 2010).

- **Estudios de mecanismos de respuesta de las plantas al medio.** En especial, hay muchos estudios que se centran en el estudio de las relaciones entre el clima y las plantas. Para el clima Mediterráneo, fue Orshan el pionero en realizar estudios de este tipo (por ejemplo con su estudio sobre Chile; Orshan et al. (1984)) y sucesivamente han surgido muchos estudios similares (por ejemplo Niinemets, 2001, Caritat et al., 1997).

- Desde una perspectiva más antropogénica, el estudio de los tipos funcionales se ha aplicado tanto a la **evaluación de los impactos** de determinadas acciones humanas y la posible respuesta de la vegetación (McIntyre et al., 1999; Grime et al., 1997; Lavorel et al., 1997, 1999), como para el estudio de los **servicios ecosistémicos** (Díaz et al., 2007; Martín-López et al., 2007; Cadotte et al., 2009).

Estas aplicaciones adquieren un carácter relevante en comunidades que se desarrollan sobre serpentinas, ya que se presupone que estas plantas han de tener alta diversidad y originalidad de caracteres funcionales; sobre todo aquellos que les confieran resistencia al ambiente tan hostil (Tilman & Downing 1994; McCann, 2000). Por tanto, las comunidades vegetales serpentínicas han de estar dominadas por una mezcla de grupos funcionales con caracteres ecomorfológicos de significado adaptativo ecológico relevante (Schulze & Mooney, 1993; Pérez Latorre et al., 2007). Por todas estas razones, el ecosistema serpentínico elegido se presupone un buen sistema para llevar a cabo el estudio de la presente memoria de tesis doctoral.

5.2. La fenología aplicada a estudios funcionales

El estudio de la **fenología** de las plantas se considera un carácter funcional y, por tanto, con significado adaptativo fundamental para determinar el funcionamiento de las plantas a nivel **vegetativo** y **reproductivo**, lo que posibilita su persistencia en el ecosistema (Mooney et al., 1977; Orshan, 1989; Castro-Díez & Montserrat-Martí, 1998; Montserrat-Martí et al., 2004; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002).

Los patrones y **procesos fenomorfológicos** responden a variaciones del clima, de los recursos básicos (luz, agua y nutrientes) o de factores bióticos, originando una serie de respuestas integradas de la planta, dependientes del modelo de organización básico de la especie (Montserrat et al., 2004).

El **ajuste fenológico con el clima** adquiere una gran importancia adaptativa, de forma que se han identificado muchas tendencias generales. En las plantas de clima ártico-alpino, el inicio de la actividad vegetal coincide con la primavera y ese momento coincide con el deshielo de la nieve invernal (Van Wijk & Williams, 2003; Herrera, 2008) y por tanto su periodo de actividad es muy corto. En zonas de latitudes medias, el periodo de actividad es un poco más largo que en el ecosistema anterior (Chmielewski & Rötzer,

2001) y se va prologando hasta llegar al extremo de repartir la actividad a lo largo de todo el año, como ocurre en zonas de climas tropicales (Reich, 1995).

Estas tendencias son muy generales y sufren variaciones a escalas más locales o regionales. Esto ocurre de forma muy especial en zonas con **clima Mediterráneo**, donde la diversidad fenológica es muy alta (Orshan, 1989) debido a sus dos períodos de estrés: la sequía estival con mayor o menor agravamiento por las altas temperaturas de dicha estación y por otro lado, el frío invernal, que será más o menos severo dependiendo de la zona en la que nos encontremos. Así, el crecimiento vegetativo puede verse muy limitado por disponibilidad de agua (Orshan, 1989; Castro-Díez & Montserrat-Martí, 1998; Kummerow, 1983; Montserrat-Martí et al., 2004; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). Esta limitación de crecimiento, puede ser más agravada en los ecosistemas serpentínicos donde la disponibilidad de recurso hídrico puede verse más restringida por las características de estos ambientes señaladas anteriormente (Chiarucci, 2003; Brady et al., 2005).

Esta relación de la fenología con el clima, y con otros factores como los nutrientes, especialmente en el clima Mediterráneo, ha sido estudiada por muchos autores (por ejemplo, Kummerow (1983); Orshan et al. (1984); Floret et al. (1987, 1990); Pate et al. (1984); Montenegro (1987); Romane (1987); Le Roux et al. (1989); Montenegro et al. (1989); Keshet et al. (1990); Correia et al. (1992); De Lillis & Fontanella (1992); Pérez Latorre et al. (1996); Navarro & Cabezudo (1998); Pérez Latorre & Cabezudo (2002); Castro Díez et al. (2003); Simões et al. (2008); Milla et al. (2010); Rodríguez-Gallego (2013).

Sin embargo, ningún estudio hasta ahora se había centrado en el estudio de la fenología y fenomorfología de ecosistemas de matorrales serpentínicos y de sus edafoendemismos, a pesar de la importancia de tener estos conocimientos para la gestión (planificación de usos del territorio, climatología, etnobotánica, etología, manejo de masas forestales, agricultura, aerobiología, Pérez Latorre, 2015) y conservación de estos ecosistemas singulares (Brooks, 1987).

6. Bibliografía

Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *Int. J. Plant Sci.*: 164, 165-184.

- Alexander, Earl B., Coleman, R. G., Keeler-Wolf, T. & Harrison, S. P. 2007. *Serpentine geoecology of western North America: Geology, soils and vegetation*. Oxford Univ. Press. New York.
- Anacker, B. L. 2011. Phylogenetic patterns of endemism and diversity. In *Serpentine: The evolution and ecology of a model system*. Edited by Susan P. Harrison and Nishanta Rajakaruna, 49-70. Berkeley: Univ. of California Press.
- Anacker, B. L., Whittall, J. B., Goldberg, E. E. & Harrison, S. P. 2011. Origins and consequences of serpentine endemism in the California flora. *Evolution* 65 (2): 365-376.
- Arundhati, P. & Paul, A. K. 2015. Serpentinophytes: Resource Survey and Conservation for Potential Applications in Biotechnology. In *Plant Reproductive Biology and Conservation*. of Rupam Kapoor, Inderdeep Kaur & Monika Koul. 496 pp.
- Baker, A. J. M., Proctor, J. & Reeves, R. D., eds. 1992. *The vegetation of ultramafic (serpentine) soils: Proceedings of the First International Conference on Serpentine Ecology*, University of California, Davis, 19–22 June 1991. Andover. UK.
- Barbour, M. G. & Major, J. (eds). 1977. *Terrestrial vegetation of California*. In Wiley, J. & Sons. Chapter three: California soils and examples of Ultramafic Vegetation: O'Geen, Dahlgren R. A & Sanchez-Mata. Wiley Interscience. New York. 1002 pp.
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J. & Hoey, A. 2002. Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology* 16: 557-562.
- Box, E. O. 1987. Plant life forms and Mediterranean environments. *Annali di Botanica* 45: 7-42.
- Brady, K. U., Kruckeberg, A. R. & Bradshaw, H. D. 2005. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 243-266.
- Brooks, R. 1987. *Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach*. Croom Helm. London and Sydney.
- Brooks, R. R., ed. 1998. *Plants that hyperaccumulate heavy metals: Their role in phytoremediation, microbiology, archaeology, mineral exploration, and phytomining*. CAB International. Wallingford, UK.
- Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., Oakley, T. H. 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *Plos One* 4 (5): e5695. doi:10.1371/journal.pone.0005695

- Caritat, A., Pérez Latorre, A. V., Romo, A. 1997. The distribution of ecomorphological types as related to altitude in the Montseny mountain range (NE Spain). A preliminary study. *Scientia Gerundensis* 23: 63-71.
- Castro-Díez, P. & Montserrat-Martí, G. 1998. Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanaerophytes from *Quercus ilex* communities of NE-Spain. *Plant Ecol.* 139: 103-112.
- Castro-Díez, P., Montserrat-Martí, G. & Cornelissen, J. H. C. 2003. Trade-offs between phenology, relative growth rate, life form and seed mass among 22 Mediterranean woody species. *Plant Ecol.* 166: 117-129
- Cecchi, L., Colzi, I., Coppi, A., Gonnelli, C. & Selvi, F. 2013. Diversity and biogeography of Ni-hyperaccumulators of *Alyssum* section *Odontarrhena* (Brassicaceae) in the central western Mediterranean: evidence from karyology, morphology and DNA sequence data. *Biol J Linnean Soc* 173 (2): 269-289.
- Córdova-Tapia, F. & Zambrano, L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas* 24 (3): 78-87. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.10
- Correia, O. A., Martins, A. C., Catarino, F. M. 1992. Comparative phenology and seasonal foliar nitrogen variations in mediterranean species in Portugal. *Ecol. Mediterr.* 18: 7-18.
- Chmielewski F. M., Rötzer T. 2001. Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agric. For. Meteorol.* 108: 101-112.
- Chiarucci, A. 2003. Vegetation ecology and conservation on Tuscan ultramafic soils. *Bot. Rev.* 69(3): 252-268.
- Chiarucci, A., & A. J. M. Baker (Eds.). 2007. Proceedings of the Fifth International Conference on Serpentine Ecology. Special Issue. *Plant and Soil* 293. 217 pp.
- De Lillis, M. & Fontanella, A. 1992. Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean maquis of central Italy. *Vegetatio* 99-100: 83-96.
- DERA. Datos Espaciales de Referencia de Andalucía. [Online] Disponible en: <<http://www.juntadeandalucia.es/institutodeestadisticaycartografia/>> DERA [Último acceso abril 2016]
- Díaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *J. Veg. Sci.* 8:463-474.

- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T. M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 104 (52): 20684-20689.
- Díaz S. et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J. Veg. Sci.* 15 (3): 295-304.
- Díaz, S., Gurvich, D. E., Pérez Harguindeguy, N. & Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Bol. Soc. Argent. Bot.* 37: 135-140.
- Díez-Garretas, B., Asensi, A., Rufo, L., Rodríguez, N., Sánchez-Mata, D., Amils, R. & de la Fuente, V. 2009. *Saxifraga gemmulosa* Boiss. (Saxifragaceae), an endemic nickel bioindicator from ultramafic areas of the Southern Iberian Peninsula. *Northeast. Nat.* 16: 56-64.
- Duckworth, J. C., Kent, M. & Ramsay, P. M. 2000. Plant functional types: an alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Phys. Geogr.* 24 (4): 515-542.
- Esteban, J. J., Cuevas, J., Tubía, J. M. & Yusta, I. 2001. Rodingitización y formación de pectolita en diques graníticos de las Peridotitas de Ronda (Cordilleras Béticas, España). *Geogaceta* 30: 51-54.
- Floret, C., Galan, M. J., Le Floch, E., Orshan, G. & Romane, F. 1987. Growth form as a tool in characterising vegetation of small areas. A trial in a Mediterranean environment. *Vegetatio* 71: 3-11.
- Floret, C., Galan, M. J., Le Floch, E., Orshan, G. & Romane, F. 1990. Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient: tools for studying vegetation? *J. Veg. Sci.* 1: 71-80.
- Gall J. E. & Rajakaruna, N. 2013. The physiology, functional genomics, and applied ecology of heavy metal-tolerant Brassicaceae. In 'Brassicaceae: characterization, functional genomics and health benefits'. MLang. New York. 121-148 pp.
- Gómez Zotano, J. 2006. Naturaleza y Paisaje en la Costa del Sol Occidental. Servicio de Publicaciones Cedma. Málaga. 284 pp.
- Grime J. P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson J. G., Cornelissen, J. H. C., Rorison I. H., Hendry G. A. F., Ashenden, T. W., Askew, A. P., Band, S. R., Booth, R. E., Bossard C. C., Campbell, B. D., Cooper J. E. L., Davison, A. W., Gupta, P. L., Hall, W., Hand D. W., Hannah, M. A., Hillier, S. H., Hodgkinson, D. J., Jalili, A., Liu, Z., Mackey J. M. L., Matthew, N., Mowforth, M. A, Neal, A. M., Reader, R. J, Reiling, K., Ross-Fraser

- W, Spencer, R. E., Sutton, F., Tasker D. E., Thorpe, P. C. & Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* 259-281.
- Guillot, S. & Hattori, K. 2013. Serpentinities: essential roles in geodynamics, arc volcanism, sustainable development, and the origin of life. *Elements* 9, 95-98.
- Harrison, S., Viers, J. L., & Quinn, J. F. 2000. Climatic and spatial patterns of diversity in the serpentine plants of California. *Divers. Distrib.* 6: 153-161.
- Harrison, S. & Rajakaruna, N. 2011. *Serpentine: The Evolution and Ecology of a Model System*. 464 pp.
- Herrera, C. M. 2008. Las flores del frío. *Quercus* 263: 6-7.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S. et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75: 3-35.
- IGME. 1970. Mapa geológico de España 1:200.000, Algeciras (4-12). Madrid.
- IGME. 1981. Mapa geológico de España 1:200.000, Morón de la Frontera (4-11). Madrid.
- Jaffré, T., Reeves, R. D. & Becquer, T. eds. 1997. The ecology of ultramafic and metalliferous areas: Proceedings of the Second International Conference on Serpentine Ecology, 31 July-5 August 1995. ORSTOM. Documents Scientifiques et Techniques III.2. Nouméa, New Caledonia: Centre ORSTOM de Nouméa.
- Kay, K. M., Ward, K. L., Watt, L. R. & Schemske, D. W. 2011. Plant speciation. In *Serpentine: The evolution and ecology of a model system*. Edited by Susan P. Harrison and Nishanta Rajakaruna, 71-96. Univ. of California Press. Berkeley.
- Kazakou, E., Dimitrakopoulos P. G., Baker, A. J. M., Reeves, R. D. & Troumbis, A. Y. 2008. Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: From species to ecosystem level. *Biol. Rev.* 83.4: 495-508.
- Keshet, M. A., Danin, A. & Orshan, G. 1990. Distribution of ecomorphological types along environmental gradients in Israel: 1. Renewal bud location and leaf attributes. *Ecol. Mediterranea* 16: 151-161.
- Kruckeberg, A. R. 1984. *California serpentine: Flora, vegetation, geology, soils, and management problems*. University of California Publications in Botany 78. Univ. of California Press. Berkeley.
- Kruckeberg, A. R. 1991. An essay: Geoedaphics and island biogeography for vascular plants. *Aliso* 13: 225-238.

- Kruckeberg, A. 1992. Plant life of western North American ultramafics. In: Roberts, B. A. & Proctor, J. (eds.). The ecology of areas with serpentinized rocks. A world view. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Kruckeberg, A. R. 2002. Geology and Plant Life: The Effects of Landforms and Rock Types on Plants. Univ of Washington Press. Seattle.
- Kummerow, J. 1983. Comparative phenology of Mediterranean-type plant communities. Páginas: 300-317. In: Kruger, F. J., Mitchell, D. T. & Jarvis, J. U. M. (eds.). Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients. Springer-Verlag. Berlin.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T. D. A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. Trends Ecol. Evol. 12: 474-478.
- Lavorel, S., McIntyre, S. & Grigulis, K. 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? J. Veg. Sci. 10(5): 661-672.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J. H. C., Garnier, E., Harrison, S. P., McIntyre, S., Pausas, J. G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C. & Urcelay, C. 2007. Plant Functional Types: Are we getting any closer to the Holy Grail? In: Canadell, J., Pitelka, L. F. & Pataki, D. (eds.). Terrestrial ecosystems in a changing world. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. 149-160 pp.
- Le Roux, A., Perry, P. & Kyriacou, X. 1989. South Africa. In: Orshan, G. (ed.). Plant phenomorphological studies in Mediterranean type ecosystems, pp. 159-346. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- López-González, G. 1975. Contribución al estudio florístico y fitosociológico de Sierra de Aguas. Acta Bot. Malacitana 1: 81-205.
- Macnair, M. R. 1989. The potential for rapid speciation in plants. Genome 31: 203-210.
- Magurran, A. 2005. Measuring biological diversity. Blackwell Science. Estados Unidos.
- Martín-López, B., González, J. A., Díaz, S., Castro, I. & García-Llorente, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. Ecosistemas 16 (3).
- McIntyre, S., Díaz, S., Lavorel, S. & Cramer, W. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics - Introduction. J. Veg. Sci. 10 (5): 603-608.
- McCann, K. S. 2000. The diversity-stability debate. Nature 405, 228-233.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. Trends Ecol. Evol. 21: 178-185.

- Milla-Gutiérrez R., Castro-Díez, P. & Montserrat-Martí, G. 2010. Phenology of Mediterranean woody plants from NE Spain: synchrony, seasonality, and relationships among phenophases. *Flora* 205 (3): 190-199.
- Montenegro, G. 1987. Quantification of mediterranean plant phenology and growth. Páginas: 469-488. In: Tenhunen, J. D., Catarino, F. M., Lange, O. L. & Oechel, W. C. *Plant response to stress. Functional analysis in Mediterranean ecosystems.* Springer-Verlag. Berlín
- Montenegro, G., Avila, G., Aljaro, M. E., Osorio, R. & Gómez, M. 1989. Chile. D In: Orshan, G. (ed.): *Plant phenomorphological studies in Mediterranean type ecosystems*, pp. 347-387. Kluwer Academic Publishers, Dodrecht.
- Montserrat-Martí, G., Palacio-Blasco, S., Milla-Gutiérrez, R. 2004. Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. En: Valladares F. (ed.). *Ecología del bosque Mediterráneo en un mundo cambiante.* Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF S.A. Madrid. 129-162 pp.
- Mooney, H. A., Kummerow, J., Johnson, W., Parsons, D. J., Keeley, S., Hoffmann, A., Hays, R. I., Giliberto, J. & Chu, C. 1977. The producers - Their resources and adaptive responses. In: Mooney, H. A. (ed.). *Convergent evolution in Chile and California. Mediterranean climate ecosystems.* Dowden. Hutchinson & Ross, Stroudsburg. Pennsylvania. 85-143 pp.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H. & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Eco* 24: 867- 876.
- Navarro, T. & Cabezudo, B. 1998. Estrategias fenomorfológicas de especies de un matorral mediterráneo (Andalucía, España). *Acta Bot. Malacitana* 23: 133-148.
- Noble, I. R. & Gitay, H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *J. Veg. Sci.* 7:329-336.
- Niinemets, Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82: 453-469.
- O'Dell, R. E. & Rajakaruna, N. 2011. Intraspecific variation, adaptation, and evolution. In: *Serpentine: The evolution and ecology of a model system.* Harrison, S. P. & Rajakaruna, N. (ed.). 97-137pp. Univ. of California Press. Berkeley.

- Orshan, G. 1982. Monocharacter growth form types as a tool in an a nalytic-synthetic study of growth forms in Mediterranean type ecosystems. A proposal for an inter-regional program. *Ecol. Mediterr.* 8: 159-171.
- Orshan, G. 1986. Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Ann. Bot.* 54: 7-37.
- Orshan, G. 1989. Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems. Kluwer Acad. Pub. Dordrecht.
- Orshan, G., Le Roux, A. & Montenegro, G. 1984. Distribution of monocharacter growth form types in mediterranean plant communities of Chile, South Africa and Israel. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 131: 427-439.
- Pate, J. S., Dixon, K. W. & Orshan, G. 1984. Growth and life form characteristics of Kwongan species. In: Pate, J. S. & Buurds, J. S. (eds.): *Kwongan-Plant life in the sand plain*. University of Western Australia. 84-100 pp.
- Pérez-Latorre, A. V., Cabezudo, B., Navarro, T. & Nieto, J. M. 1996. Caracterización fenológica y ecomorfológica de alcornocales andaluces (Málaga, España). *An. Jard. Bot. Madrid* 54: 554-560.
- Pérez-Latorre, A.V., Gavira, O. & Cabezudo, B. 2007. Ecomorphology and phenomorphology of Mediterranean heathlands (SW Iberian Peninsula). *Phytocoenologia* 37, 239-268.
- Pérez Latorre, A. V., Hidalgo Triana, N. & Cabezudo, B. 2013. Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin. *Anales Jard. Bot. Madrid* 70 (1): 62-71.
- Pérez Latorre, A. V., Cabezudo, B., 2002. Use of monocharacteristic growth forms and phenological phases to describe and differentiate plant communities in Mediterranean-type ecosystems. *Plant. Ecol.* 161: 231-249.
- Pérez Latorre, A. V., Gavira, O., Cabezudo, B. 2010. Phenomorphology and ecomorphological characters of *Maytenus senegalensis* L. shrublands in the Iberian Peninsula: a comparison with other Mediterranean plant communities. *Flora* 205: 200-210.
- Pérez Latorre, A. V. 2015. Proyecto "Seguimiento de los tipos funcionales fenofásicos y ecomorfológicos en los hábitats de Parques Nacionales de montaña como fundamentos para su gestión adaptativa y su recuperación".
- Pichi Sermolli, R. E. G. 1948. Flora y vegetazione delle serpentinii. *Webbia* 6: 1-378.

- Proctor, J. & Stanley, W. R. J. 1975. The ecology of serpentine soils. *Advances in Ecological Research* 9: 255-366.
- Rascio, N. & Navari-Izzo, F. 2011. Heavy metal hyperaccumulating plants: How and why do they do it? And what makes them so interesting? *Plant Science* 180 (2): 169-181.
- Rajakaruna, N. 2004. The edaphic factor in the origin of plant species. *International Geology Review* 46: 471-478.
- Reich, P. B. 1995. Phenology of tropical forests: Patterns, causes, and consequences, *Can. J. Bot.* 73: 164-174.
- Rivas-Goday, S. 1974. Edafismos ibéricos de rocas ultrabásicas y dolomíticas: interpretación biogeoquímica y sus posibles correlaciones cariológicas. *Las Ciencias* 39: 66-73.
- Roberts B. A. & J. Proctor (Eds.). 1992. The ecology of areas with serpentinized rocks; a world view. Kluwer Academic publishers. Dordrecht.
- Rodríguez-Gallego, C. M. 2013. Caracteres funcionales de dunas costeras en el Sur de España. Tesis doctoral. Universidad de Málaga.
- Romane, F. 1987. Efficacité de la distribution des formes de croissance pour l'analyse de la végétation a l'échelle régionale. D Thèse Docteurés science. Marseille.
- Rufo, N., García, V., Sánchez-Mata, D. & Rodríguez-Rojo, M. 2004. Studies on Iberian Peninsula ultramafic flora: a selected nickel accumulation screening. *Lazaroa* 25: 161-167.
- Safford, H. D., Viers, J. H., & Harrison, S. P. 2005. Serpentine endemism in the California flora: a database of serpentine affinity. *Madroño* 52 (4): 222-257.
- Selvi, F. 2007. Diversity, geographic variation and conservation of the serpentine flora of Tuscany (Italy). *Biodivers. Conserv.* 16: 1423-1439.
- Schulze Ernst-Detlef Harold & Mooney, A. 2012. Biodiversity and Ecosystem Function. Springer-Verlag, Berlin: Germany.
- Simões, M. P., Madeira, M. & Gazarini, L. 2008. The role of phenology, growth and nutrient retention during leaf fall in the competitive potential of two species of Mediterranean shrubs in the context of global climate changes. *Flora* 203: 578-589.
- Stevanovič, V., Tan, K. & Iatrou, G. 2003. Distribution of endemic Balkan flora on serpentine. I. Obligate serpentine endemics. *Plant Systematics and Evolution* 242: 149-170.

- Tilman, D. & Downing, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Turner, T. L., Bourne, E. C., J. Von Wettberg, E., Hu, T. T. & Nuzhdin, S. V. 2010. Population resequencing reveals local adaptation of *Arabidopsis lyrata* to serpentine soils. *Nature Genetics* 42.3: 260-263.
- Tzonev, R., Pavlova, D., Sánchez-Mata, D. & de la Fuente, V. 2013 Contribution to the knowledge of Bulgarian serpentine grasslands and their relationships with Balkan serpentine syntaxa, *Plant Biosystems* 147 (4): 955-969.
- Van der Ent, A., Baker, A. J. M., Reeves, R. D. A., Pollard, J. & Schat, H. 2012. Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements: Facts and fiction. *Plant and Soil* 362 (1-2): 319-334.
- Van der Ent A, Wong, K. M., Sugau, J. & Repin, R. 2015a. Plant diversity of ultramafic outcrops in Sabah (Malaysia) with a focus on Kinabalu Park. *Australian Journal of Botany* 63.
- Van der Ent, A., Rajakaruna, N., Boyd, R., Echevarria, G., Repin, R. & Williams, D. 2015b. Global research on ultramafic (serpentine) ecosystems (8 th International Conference on Serpentine Ecology in Sabah, Malaysia): a summary and synthesis. *Australian Journal of Botany*, 2015 (63) 1-16.
- Van Wijk, M. T., & Williams, M. 2003. Interannual variability of plant phenology in tussock tundra: modelling interactions of plant productivity, plant phenology, snowmelt and soil thaw. *Glob Chang Biol.* 9 (5): 743-758.
- VV. AA. 2016. Memoria científico-técnica sobre el macizo ultramáfico de Sierra Bermeja (Málaga) como justificación para su declaración como Parque Nacional.
- Von Wettberg, E. & Wright, J. 2011. Genomic approaches to understanding adaptation. In *Serpentine: The evolution and ecology of a model system*. Harrison, S. P. & Rajakaruna, N. (eds.). Univ. of California Press. Berkeley. 139-154 pp.
- Yablon, E. 2013. Functional Traits, Environmental Gradients and Community Assembly in a Temperate Forest. PhD. Washington University St. Louis.

- Yusta, A., Berahona, E., Huertas, F., Reyes, E., Yañez, J. & J. Linares. 1985. Geochemistry of soils from peridotite in Los Reales, Málaga. Miner. Petrogr. Acta 29-A: 439-498.
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. Conservation Biology 6: 18-23.
- Weiher, E., Werf A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. J. V. Sci. 10 (5): 609-620.
- Whittaker, R. H. 1954. The ecology of serpentine soils. Ecology 35: 258-288.
- Wright, J. W, Stanton, M. L & Scherson, R. 2006. Local adaptation to serpentine and non-serpentine soils in *Collinsia sparsiflora*. Evol. Ecol. Res. 8: 1-21.

Objetivos e hipótesis

El objetivo general de esta memoria de doctorado es la caracterización funcional de especies vegetales perennes de tipo “matorral” que viven sobre las peridotitas del Sur de la Península Ibérica en España (Sierra Bermeja) y de especies vegetales de tipo “chaparral” que viven sobre las peridotitas de California.

Para ello, se plantean **ocho objetivos específicos**, los cuáles se irán desarrollando a lo largo de los diferentes capítulos de la presente memoria. Los objetivos son los siguientes:

1. Relacionado con el estudio de los serpentinófitos Sur-Ibéricos. Realizar un catálogo florístico-ecológico tipo “checklist” de serpentinófitos Sur-Ibéricos y revisar el grado de amenaza y/o protección de dichas especies. Debido a la existencia de clasificaciones previas de serpentinófitos en otras zonas, se testa la hipótesis de que los serpentinófitos presentan un grado variable de serpentinofilia. También se testa la influencia del área de los afloramientos de peridotitas en la presencia cuantitativa de taxones serpentinófitos.

2. Relacionado con los tipos funcionales de la flora serpentinófito del Sur de la Península Ibérica. Definir los principales tipos ecomorfológicos y fenomorfológicos de la flora serpentinófito del Sur de la Península y explorar la hipótesis de que la flora serpentinícola tiene estrategias ecomorfológicas y fenológicas particulares dentro del matorral mediterráneo, que determinan su supervivencia en este tipo de ecosistemas tan hostiles.

Relacionado con Fenomorfología: Definir los principales patrones fenológicos de las plantas estudiadas y testar el papel de los índices fenológicos como herramienta para la caracterización fenomorfológica de la flora serpentinícola. También, comprobar la hipótesis de que la fenología es dependiente de la altitud (diferencias debidas al piso bioclimático) en el ecosistema estudiado.

Relacionado con Ecomorfología: Definir los caracteres ecomorfológicos de las plantas estudiadas y establecer los principales grupos funcionales de la flora

serpentinófito Sur-Ibérica. Se testará la hipótesis de que las plantas de los ecosistemas estudiados tienen una alta diversidad funcional como respuesta al efecto de la serpentina. También examinar las adaptaciones ecomorfológicas de las especies de serpentinas ante el fuego, explorando la hipótesis de que la mayoría de ellas debe de contar con mecanismos de respuesta tras el fuego debido a que se trata de plantas mediterráneas. Además, analizar la hipótesis de la presencia de fenómenos de serpentinomorfosis en el taxon *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, explorando la hipótesis de que las poblaciones de este taxón fuera de serpentinas son diferentes morfológico-funcionalmente de las que se desarrollan en serpentinas.

3. Relacionado con los tipos funcionales del chaparral serpentinícola de California. Definir los principales tipos funcionales de las plantas que componen el chaparral californiano Mediterráneo. Así mismo, definir los caracteres ecomorfológicos de las plantas estudiadas y establecer los principales grupos funcionales. Se testará la hipótesis de que las plantas de los ecosistemas estudiados tienen una alta diversidad funcional.

4. Relacionado con los tipos funcionales de la vegetación serpentinófito del Sur de la Península Ibérica en comparación con la vegetación serpentinica de California. Definir los tipos funcionales de la vegetación de serpentinas del Sur de España (fenología y ecomorfología) y del Chaparral serpentinico (ecomorfología) de California. Comparar a nivel ecomorfológico los tipos funcionales del chaparral de serpentinias de California con el Sur-Ibérico. Se testa la hipótesis de que la existencia de una misma litología y de un mismo clima (Mediterráneo) determina que las estrategias funcionales sean similares a pesar de las diferencias taxonómicas y biogeográficas.

5. Relacionado con la fenología y su dependencia de factores climático-ambientales. Analizar la importancia que tienen los fenómenos climáticos, junto con otros factores ambientales, en los cambios fenológicos de las plantas. Se testan tanto el papel climático que tienen la temperatura ambiente y la precipitación, como el papel ambiental que tienen la humedad del suelo y la temperatura en profundidad en las respuestas fenológicas de las plantas.

6. Relacionado con la fenología y la aplicación de nuevas técnicas para su estudio: teledetección. Estudiar el grado de ajuste existente entre los datos procedentes de imágenes de satélite y los estudios de fenología a escala local (*in situ*)

en los ecosistemas de matorral serpentínicos del Sur de la Península Ibérica. Se testa la hipótesis de que los satélites ofrecen datos representativos a escala temporal y espacial y la fiabilidad de los mismos con respecto a las diferentes fenofases existentes.

7. Relacionado con la aplicación de estudios de tipos funcionales a la taxonomía. Definir los principales caracteres funcionales, de serpentinomorfosis y taxonómicos que diferencian a las poblaciones de *Euphorbia flavicoma* subsp. *giselae* del Sur de la Península Ibérica con las del Sur de Francia y con las de la subsp. típica. Se analiza la hipótesis de que las poblaciones son distintas a nivel taxonómico utilizando caracteres principalmente morfológicos.

8. Relacionado con la gestión y conservación de especies y comunidades vegetales de los ecosistemas serpentínicos del Sur de la Península. Estudiar el estatus de conservación de los serpentínófitos Sur-Ibéricos. Definir las principales estrategias de gestión y conservación funcional de los ecosistemas serpentínicos. Se explora la hipótesis de si estos ecosistemas y sus comunidades vegetales están o no lo suficientemente protegidos frente al grado de amenaza al que están sometidos utilizando los datos proporcionados por este estudio de tesis doctoral. Este objetivo ha sido tratado con carácter transversal de manera que las estrategias de gestión y conservación se derivan de los principales resultados obtenidos en esta tesis.

Estructura de la memoria

La presente memoria de doctorado con mención de Doctor Internacional se desarrolla en el contexto de la línea de investigación “Ecomorfología y Fenomorfología de la Vegetación Mediterránea” del grupo de investigación RNM-115 (Biodiversidad, Conservación y Recursos Vegetales) de la Universidad de Málaga.

Una vez hecha la **introducción general** tanto al sistema ecológico estudiado como a sus particularidades, y definidos los **objetivos** del estudio, se presentan tanto el área como los taxones estudiados. A continuación, se presentan los **siete capítulos** en los que se desarrollan los siete objetivos planteados, estructurados en formato de artículo científico. El octavo objetivo de carácter transversal.

El primer capítulo se titula “**Estudio de los serpentinófitos Sur-Ibéricos**” y desarrolla por tanto el objetivo 1 de este trabajo. Una parte de dicho capítulo, titulada como “Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin”, ha sido publicado en la revista científica española “Anales del Jardín Botánico de Madrid”.

El segundo ha sido titulado como “**Los tipos funcionales de la flora serpentinícola Sur-Ibérica**” y desarrolla el objetivo número 2.

El tercer capítulo se titula como “**Functional traits of a serpentine Chaparral of California**” y aborda el tercer objetivo. Se trata de un capítulo que ha surgido gracias a la estancia realizada durante el desarrollo de esta tesis doctoral en la Universidad Davis de California (USA) con objeto de obtener la mención de Doctor Internacional. Por tratarse de un área de estudio concreta (McLaughlin Natural Reserve, una reserva dedicada a la protección de los hábitats de serpentina) y fuera del ámbito de estudio general de esta memoria de tesis (Sierra Bermeja), el capítulo ha sido estructurado como un capítulo independiente de los demás, especificándose las características concretas del área y de las especies de estudio.

Una vez estudiados los tipos funcionales y la fenología a nivel de flora tanto para las plantas que componen el ecosistema serpentinícola del Sur de la Península como de

California, se presenta el cuarto capítulo en el que se abordan los “**Tipos funcionales de la vegetación serpentínica del Sur de la Península Ibérica en comparación con la vegetación serpentínica del Chaparral de California**”. Además, en este capítulo se aborda de manera más específica el objetivo número 8, ya que se hacen una serie de propuestas para el uso y gestión de los ecosistemas estudiados.

En quinto lugar, se aborda la fenología desde una perspectiva ecológica-ambiental, estudiando su posible relación con la climatología y con determinados factores ambientales: “**La fenología y su dependencia de factores climáticos-ambientales**”.

Siguiendo con la perspectiva de abordar la fenología desde diversos puntos de vista y metodologías, con vistas al futuro, en el sexto y penúltimo capítulo se estudia la fenología de la vegetación de Sierra Bermeja mediante el empleo de la teledetección en un capítulo titulado “**Aplicación de nuevas técnicas para el estudio de la Fenología: Teledetección**”.

El último de los capítulos (séptimo) es de carácter más taxonómico incluyendo la descripción de una nueva subespecie serpentínofita y se titula como: “***Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* (Euphorbiaceae): a new obligate serpentinophyte from the southern Iberian Peninsula**”. Este capítulo ha sido aceptado para su publicación en la revista australiana “Phytotaxa”.

Para terminar la memoria, se presenta una síntesis final en la que se resumen las principales **conclusiones** de este trabajo, seguidas de las **conclusiones en inglés**. La memoria también contiene un “**abstract**” en inglés que integra los principales resultados obtenidos para esta memoria de tesis doctoral que aspira a la mención de Doctor Internacional.

Área y taxones de estudio

1. Área de estudio

El área de estudio de la presente tesis doctoral fue elegida con objeto de estudiar el matorral serpentínicola Sur-Ibérico, teniendo en especial consideración el **estatus de conservación** de las especies que conformaban la comunidad vegetal y su grado de afinidad por la serpentina, siguiendo a Pérez Latorre et al. (2013).

Para ello, se inspeccionaron las zonas con afloramientos serpentínicos del Sur de la Península: se visitó el **macizo de Sierra Bermeja** como representativo del macizo de la Serranía de Ronda, el de **Sierra Nevada** (Almirez, Almería) y el de la **Sierra de los Filabres** (Lubrín, Almería). En estos tres lugares, se inventariaron (Apéndice I: A, B y C) las comunidades de matorral con objeto de detectar la presencia de plantas restringidas al substrato serpentínico. Con los inventarios fitosociológicos se ha detectado una alta presencia de edafismos serpentínícolas en el macizo de Sierra Bermeja y prácticamente ausencia en el resto de las zonas andaluzas muestreadas. Por ello, la zona elegida para establecer las parcelas de este estudio fue **Sierra Bermeja**.

Las parcelas de muestreo se encuentran ubicadas en el **Paraje Natural de Sierra Bermeja**, dentro del municipio de Estepona, provincia de Málaga, España. Los estudios fueron realizados bajo la correspondiente autorización (previa petición), otorgada por la Consejería de Medio Ambiente de Andalucía (PjSB/AU/04-2012).

La sierra en cuestión ha sido inspeccionada y muestreada durante varios años por el grupo de investigación RNM-115, utilizando como técnica de estudio el inventario fitosociológico y la cartografía de la flora y vegetación (por ejemplo Cabezudo et al., 1998). Una vez conocida la vegetación predominante de Sierra Bermeja y la distribución del matorral, fue posible establecer las parcelas de estudio.

Para ello, se establecieron **dos parcelas de muestreo**, denominadas como **parcelas de detalle**, con la misma orientación pero a diferentes altitudes, con objeto de detectar posibles diferencias, especialmente fenológicas, debidas a la altitud y por tanto al clima (fig. 1).

Cada parcela tiene un área de 20*20 m. (**400 m²**), suficiente para incluir toda la biodiversidad vegetal de especies de matorral de la zona (método del área mínima, Braun-Blanquet, 1979) y fue en estas parcelas donde se llevó a cabo el estudio principalmente. Además, de cada parcela se estableció una **parcela representativa**, de extensión 200*200 m. (**40.000 m²**), con objeto de poder hacer un seguimiento de especies que no se encuentran en la parcela de detalle, pero que son importantes para el estudio por tratarse de especies endémicas de las serpentinas y comprobar a ni vel poblacional los estadios funcionales.

1.1. Características geográficas, físicas y químicas de las parcelas de estudio

1.1.1. Geografía

Parcela baja (foto 1), denominada a partir de a hora con la abreviatura **PB**. Coordenada UTM (datum ETRS89): 30S304.507.65/4.039.560.77 m. Altitud: 590 m. Orientación: SE. Toponimia de la zona: El Cañuelo. Geomorfología: ladera no muy pedregosa de 30° de inclinación.

Parcela alta (foto 2), denominada a p artir de ahora con la abreviatura **PA**. Coordenadas UTM (datum ETRS89): 30S302.870.59/4.039.286.46 m. Altitud: 1270 m. Orientación: SE. Toponimia de la zona: Mirador de Los Reales. Geomorfología: ladera muy pedregosa de 20° de inclinación.



Fotografía 1. Vista de PB. 590 m.



Fotografía 2. Vista de PA. 1270 m.

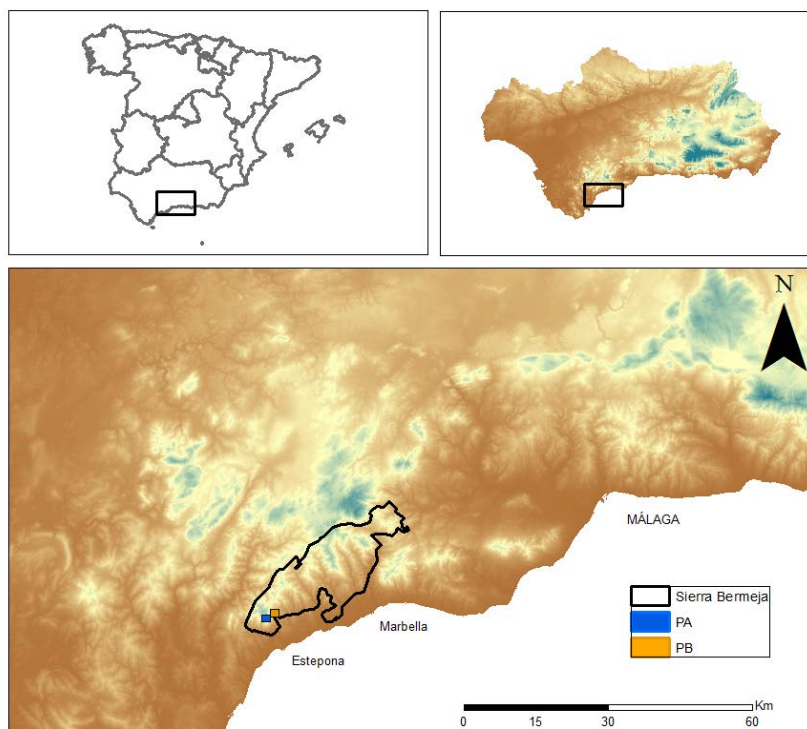


Figura 1. Ubicación de las parcelas de estudio en España, en Andalucía y en Sierra Bermeja (Estepona, Málaga).

En el Apéndice II se muestra la cartografía detallada de cada una de las parcelas de estudio.

1.1.2. Geología

Las parcelas de estudio se encuentran en el **afloramiento ultramáfico** (con rocas de porcentajes de minerales ferromagnésicos de más del 90 %) de Sierra Bermeja. En líneas generales, este afloramiento está constituido por **peridotitas**, que son rocas procedentes del manto y cuya composición principal es el olivino (silicato entre forsterita (Mg_2SiO_4) y fayalita (Fe_2SiO_4)) más de 40%), el clinopiroxeno (silicato: $\text{CaMgSi}_2\text{O}_6$) y el ortopiroxeno (silicato: enstatita, MgSiO_3 y ferrosilita, FeSiO_3) y además pueden contener cantidades menores de otros minerales como plagioclasa, espinela, granate, anfíbol o biotita (normalmente flogopita). Dentro de este grupo de rocas, se distinguen los términos de dunita, harzburgita, wehrlita y lherzolita en función de la proporción de las tres fases principales (Ancochea et al., 2015). En Sierra Bermeja, principalmente hay un núcleo

central de dunitas, piroxenitas y harzburgitas, con ortopiroxenos de gran tamaño. Además, sobre este tramo existe un tramo superior en el que la composición es de harzburgita-lherzolita y por tanto ésta es más ácida. En la mitad sur aparecen lentejones de piroxenitas y por último, aparece un nuevo tramo dispuesto sobre el anterior de dunitas (IGME, 1978: hoja de Estepona). Específicamente, la petrología de las peridotitas de la PB se corresponde con **dunita** (IGME, 1978: hoja de Estepona) y para la PA se corresponde con **lherzolitas** con espinela (IGME, 1994: hoja de Algeciras).

Dentro de este apartado geológico, hay que reseñar que se han estudiado 2 especies que están ubicadas fuera de PB y de PA (tanto de las parcelas de detalle como de las representativas), y por tanto con litología diferente. En el caso de *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, se ha muestreado una población sobre gneises granitoides (IGME, 1978: hoja de Estepona) en la base de Sierra Bermeja, con el objeto de hacer un breve estudio de serpentinomorfosis (ver capítulo 2: Serpentinomorfosis); y en el caso de *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* (ver capítulo 7), ésta ha sido muestreada sobre las peridotitas del tipo harzburgitas-lherzolitas (IGME, 1978: hoja de Estepona).

1.1.3. Edafología

Los suelos de ambas parcelas son litosuelos (De La Rosa & Moreira, 1987), aunque los suelos de PA presentan un menor grado de desarrollo y mayor rocosidad que los de PB.

Se ha estudiado la composición química de los mismos. Para ello, se tomaron 2 muestras de suelo en cada parcela (réplica 1 y réplica 2), excavando a una profundidad de 10-20 cm. Las muestras fueron procesadas, primero realizando un tamizado con el que se obtuvo polvo seco de 0.1-0.02 mm. con la ayuda de un tamiz, y después se secaron durante dos horas en una estufa a 150°C. En los Servicios Centrales de Apoyo a la Investigación (SCAI, UMA) de esta Universidad, se prepararon mediante digestión por microondas (0.1 g de muestra de cada réplica). Una vez finalizada la digestión, las muestras se enrasaron a un volumen final de 50 ml. con agua desionizada. A cada muestra se le realizó la dilución pertinente y se le adicionó una concentración conocida de una disolución multielemental de patrones internos. Se utilizó un programa de 240 °C de temperatura y 40 Bar de presión, usando un rotor de 5 posiciones y una mezcla de ácidos de: 1 ml. HNO₃, 3 ml. HCl, 2 ml. HF y 10 ml. H₃BO₃ al 5%. A continuación, se analizaron mediante ICP-MS utilizando espectrómetro de masas de plasma de

acoplamiento inductivo (ICP-MS) Nexión 300D (Perkin Elmer). El cálculo de la concentración se ha realizado conforme al software NexION (Perkin Elmer). Además, se realizó un análisis elemental de C, H, O y N basado en la combustión completa de la muestra en condiciones óptimas (950 a 1300 °C y atmósfera de oxígeno puro), para convertir los elementos antes mencionados en gases simples (anhídrido carbónico, nitrógeno, agua y anhídrido sulfuroso), que serán separados y medidos con columna cromatográfica. También se midió el pH de cada una de las muestras.

Los resultados de los análisis se muestran en la tabla 1, e indican que el suelo es muy poco fértil (relación C/N muy baja; tabla 1 A). El contenido en macronutrientes refleja las elevadas cantidades de magnesio (tabla 1 B). También el silicio y el hierro son muy elevados (tabla 1 C). Además, se ha detectado la presencia de metales pesados (tabla 1 C-D) según la clasificación de Duffus (2002) y, algunos de ellos, están presentes en concentraciones elevadas. En su mayoría, éstos pueden resultar tóxicos para las plantas. Entre estos elementos destacan Pb, Cu, Sn, Cd, Sb (tabla 1 D). Para la denominación de los elementos se ha seguido a Galán & Romero (2008).

El pH de los suelos de ambas parcelas es alrededor de 7. Este hecho va a influir en la composición florística del área de estudio, por las afinidades autoecológicas de cada especie respecto al pH.

1.1.4. Biogeografía

Ambas parcelas se hallan en el subsector Bermejense (**sector Bermejense**), que se sitúa en el suroccidente de la provincia Bética (superprovincia Iberomarroquí-Atlántica, subregión Mediterránea Occidental, Región Mediterránea, Reino Holártico) (Pérez Latorre & Cabezado, 2002).

Tabla 1. Resultado de los análisis de suelo de las parcelas PB y PA. El contenido de los diferentes elementos se expresa en ppm, y para la clasificación de los elementos se ha seguido a Duffus (2002).

Elementos/Réplicas	PB_réplica 1	PB_réplica 2	PA_réplica 1	PA_réplica 2
A. Contenido en elementos mayoritarios				
O	9,65	0,00	5,19	6,18
C	1,96	2,14	1,29	1,83
H	0,97	1,41	0,43	0,62
N	0,16	1,43	0,13	0,14
B. Contenido en macronutrientes				
Mg	88405,10	110519,64	110400,42	129632,00
Ca	10548,36	3437,30	11950,99	14735,17
K	1922,14	299,64	828,91	902,01
Na	1218,80	407,66	994,28	1057,66
P	184,80	54,14	120,85	123,57
S	170,00	66,69	115,99	122,00
C. Contenido en metales pesados con función de micronutrientes				
Si	161355,48	134446,56	159734,00	167900,00
Fe	96031,00	77833,00	78661,85	92953,00
Cr	7327,50	3805,33	3698,86	5862,00
Mn	2170,96	1527,27	1291,24	1637,48
Ni	2374,01	2815,40	1643,77	2133,34
Co	191,51	137,56	109,76	140,70
Zn	102,06	71,26	71,73	97,95
V	87,60	48,49	77,12	92,61
Cu	15,36	7,60	11,73	13,08
Mo	0,98	0,83	0,87	1,06
Se	0,71	0,68	0,49	2,29
D. Contenido en metales pesados sin función biológica conocida				
Pb	22,16	7,01	34,06	49,25
Cu	15,36	7,6	11,73	13,08
Sn	1,74	0,89	1,39	2,19
Sb	0,62	0,86	0,49	1,1
Pd	0,1	0,06	0,14	0,13
Cd	0,08	0,06	0,09	0,21
Pt	0,02	0,03	0,01	0,02

1.2. Caracterización bioclimática del área de estudio

1.2.1. De la parcela baja (PB)

Para el cálculo de índices bioclimáticos se necesitan series temporales de datos. Éstos fueron solicitados al servidor de datos estatal AEMET, que cuenta con registros de datos horarios desde el año 2004 y 3 estaciones meteorológicas cercanas a la zona de estudio: una ubicada en el municipio de Benahavís (a 2,94 km. de distancia, altitud de 392 m.), otra en Marbella (a 25 km. de distancia, altitud de 18 m.), y otra en Estepona (a 10 km. de distancia, altitud de 14 m.). La estación de Estepona presentaba muchos datos perdidos, y entre la estación de Marbella y la de Benahavís, Benahavís está más cerca de PB y su altitud es más semejante que la estación de Marbella. Por tanto, se eligió la **estación meteorológica de Benahavís**. Las medias mensuales se muestran en la tabla 2 y los índices bioclimáticos especificados por Rivas Martínez (2007, 2011) y calculados para esta tesis en la tabla 3.

Tabla 2. Precipitaciones mensuales y temperaturas medias mensuales desde el año 2005 al año 2011 de la PB. Han sido calculados a partir de la información cedida por AEMET. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino.

PRECIPITACIÓN													
AÑO/MES	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	P media año
2005	5,20	114,60	118,20	46,40	16,20	0,00	0,00	0,00	3,80	95,80	89,80	52,40	542,40
2006	194,80	83,60	150,00	48,40	7,80	8,60	0,80	17,40	7,80	98,40	200,20	31,20	849,00
2007	70,80	93,00	14,40	96,00	46,20	0,00	0,00	0,80	65,00	43,80	25,20	227,40	682,60
2008	42,80	102,20	11,20	11,00	36,00	0,20	0,00	0,00	154,00	159,20	139,60	96,60	752,80
2009	51,80	154,40	38,40	27,40	5,60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	33,00	465,40	776,00
2010	34,40	292,60	224,00	194,00	18,60	10,20	0,80	6,00	19,40	61,60	128,20	398,30	1388,10
2011	75,40	45,20	73,80	117,60	101,40	4,40	0,00	0,10	3,20	120,00	142,20	2,60	685,90
P media mes	67,89	126,51	90,00	77,26	33,11	3,34	0,23	3,47	36,17	82,69	108,31	181,99	810,97
TEMPERATURA													
AÑO/MES	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	T media año
2005	9,52	9,17	11,96	15,52	19,28	22,70	25,54	19,81	21,51	17,32	12,62	11,05	16,33
2006	9,21	9,89	13,56	16,21	18,99	21,32	25,57	24,56	22,10	18,71	14,83	10,84	17,15
2007	10,55	12,56	13,04	13,53	18,88	18,60	25,10	24,77	20,90	17,72	13,69	11,69	16,75
2008	11,78	11,77	14,23	15,22	16,99	21,84	25,57	25,44	21,42	17,52	11,88	10,00	16,97
2009	9,53	10,11	12,84	14,87	18,99	24,97	27,17	24,93	22,37	17,87	13,54	12,17	17,45
2010	10,22	11,39	12,06	15,03	17,89	21,58	25,48	25,55	21,77	17,36	13,26	11,44	16,92
2011	10,72	11,59	12,11	15,66	18,26	22,13	25,19	25,69	22,07	18,59	13,36	12,02	17,28
T media mes	10,22	10,93	12,83	15,15	18,47	21,88	25,66	24,39	21,73	17,87	13,31	11,32	16,98

Como indica la siguiente tabla (tabla 3), el termotipo de la PB es **termomediterráneo superior** y el ombrotipo es **subhúmedo inferior**. El índice de continentalidad es **oceánico euoceánico acusado**, y el de aridez indica que la zona es **pluviboscosa**.

Tabla 3. Índices bioclimáticos de la PB y de la PA. Los índices se han calculado siguiendo a Rivas Martínez (2007-2011).

Índices/ Parcelas	It	Ic	Io	Ia	TMXA (°C)	TMA (°C)
PB	391 Termomediterráneo superior	15.46 Oceánico euoceánico acusado	3.98 Subhúmedo inferior	45.11 Pluviboscosa	39.1	-2.2
PA	262.3 Mesomediterráneo superior	16.84 Oceánico euoceánico atenuado	8.29 Húmedo inferior	56.01 Pluviboscosa	38.9	-6.30

Nota: It: índice de termicidad; Ic: índice de continentalidad; Io: índice ombrico; Ia: índice de aridez; TMXA: Temperatura máxima absoluta; TMA: Temperatura mínima absoluta.

El diagrama ombrotérmico (fig. 2 izquierda) refleja un verano de tipo Mediterráneo típicamente cálido, con una sequía pronunciada donde $P < 2T$ desde junio hasta agosto.

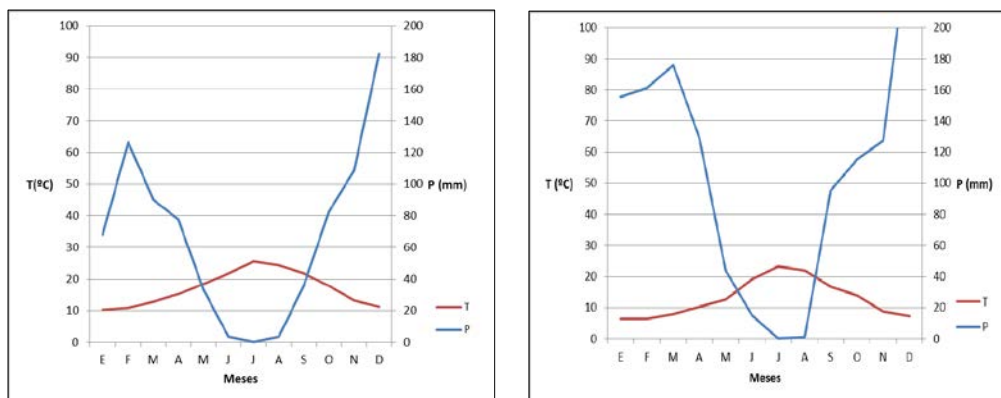


Figura 2. Diagrama ombrotérmico de PB (izquierda) y de PA (derecha). Para PB ha sido elaborado a partir de los datos de AEMET y para PA a partir de los datos de HIDROSUR.

1.2.2. De la parcela alta (PA)

Las series temporales de datos de esta parcela fueron obtenidas a partir del servidor andaluz de la Red HIDROSUR, mediante solicitud previa, y para la estación meteorológica ubicada en Los Reales: "(MA) - (006M02) 6", a una altitud de 1450 m. Esta estación cuenta con datos desde el año 2008 (tabla 4).

Tabla 4. Precipitaciones mensuales y temperaturas medias mensuales desde el año 2008 al año 2011 de la PA. Han sido calculados a partir de los datos obtenidos de la Red HIDROSUR.

PRECIPITACIÓN													
AÑO/MES	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	P media año
2008	87,9	82,1	69,5	157	43,7	0,8	0,2	0	279,5	209,3	134,2	166,5	1230,7
2009	171,2	136,5	51,2	47,9	8,6	8,8	0	0	30,9	48,6	33,1	509,7	1046,5
2010	278,3	344,2	271,8	183,4	31,5	41,4	0,1	3	63,1	107,2	101,7	357,6	1783,3
2011	84,8	81,1	311,6	129,8	91,5	8,9	0,1	0,7	7,7	96	240,2	10,6	1063
P media mes	155,6	161	176	129,5	43,83	14,98	0,1	0,925	95,3	115,3	127,3	261,1	1280,9
TEMPERATURA													
AÑO/MES	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	T media año
2008	7,50	6,82	9,83	10,6	11,08	18	22,99	22,83	17,84	12,95	6,75	6,08	12,77
2009	4,85	5	8,34	10,61	14,63	21,56	26,22	21,05	15,74	16	12,03	8,58	13,72
2010	6,26	6,46	7,58	9,32	12,78	18,48	22,81	23	17,76	14	9,02	8,01	12,96
2011	6,67	7,44	6,09	10,33	11,93	18,25	21,05	20,95	16,11	12,56	6,81	6,18	12,03
T media mes	6,32	6,43	7,96	10,22	12,61	19,07	23,27	21,96	16,86	13,88	8,65	7,21	12,87

Como indica la tabla 3, el termotipo de esta parcela es **mesomediterráneo superior** y el ombrotipo es **húmedo inferior**. El índice de continentalidad es **oceánico euoceánico atenuado**, y el de aridez indica que la zona es **pluviboscosa**.

El diagrama ombrotérmico (fig. 2 derecha) refleja un verano de tipo Mediterráneo típicamente cálido, con una sequía pronunciada donde $P < 2T$ desde junio hasta agosto.

Nuestros resultados han presentado ligeras diferencias, probablemente debidas a la diferente nomenclatura bioclimática utilizada, con respecto a otras clasificaciones bioclimáticas. Según Gómez-Zotano et al. (2016), el clima de la PB se corresponde con Mediterráneo semioceánico subhúmedo y el de PA se corresponde con semioceánico húmedo/hiperhúmedo. También se han contrastado con López Fernández et al. (2015), quienes indican que se trata de un bioclima mediterráneo pluviestacional oceánico

subhúmedo para el areal correspondiente a PB y pluviestacional oceánico húmedo en PA.

El macizo de Sierra Bermeja presenta varias peculiaridades climáticas derivadas de su distancia al Estrecho de Gibraltar y de su altitud. Su configuración como pasillo marítimo en el Estrecho y abierto al flujo de barlovento, hace frecuente la presencia de nieblas. Además, se dan importantes fenómenos de advección atlántica, frontogénesis y estancamiento (criptoprecipitación).

2. Cronología del período de muestreo de campo

Los muestreos de campo tuvieron lugar entre octubre de 2011 y septiembre de 2013, estableciéndose un **primer ciclo** del muestreo para el período de **octubre de 2011 a septiembre de 2012** y un **segundo ciclo** para el período de **octubre de 2012 a septiembre de 2013** (tabla 5).

Tabla 5. Distribución de los ciclos de muestreo en el tiempo.

Año 2011			Año 2012									Ciclo muestreo
O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	ciclo 1
Año 2012			Año 2013									
O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	ciclo 2

3. Evolución de la temperatura (T) y de la precipitación (P) durante el período de muestreo

3.1. De la parcela baja (PB)

Durante el período de muestreo (2011-2013), se tomó registro de los datos de T y P (fig. 3 izquierda) de la estación meteorológica de Benahavís (para PB) diariamente a través del servidor AEMET.

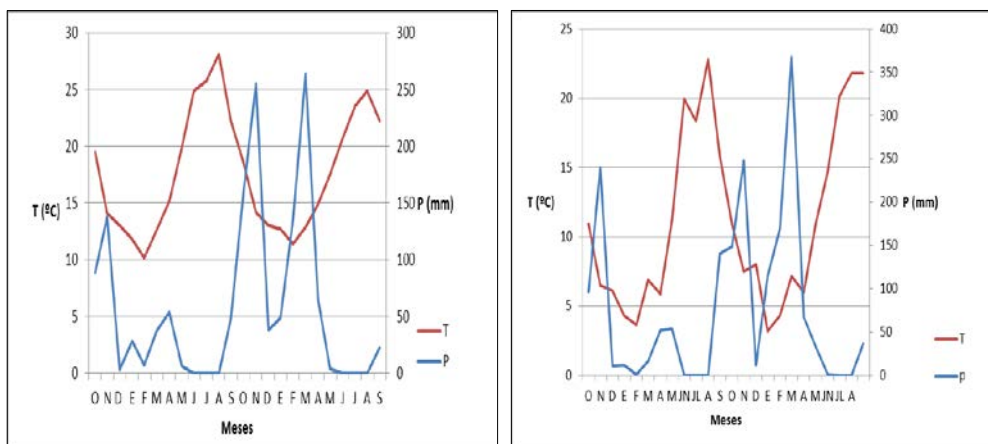


Figura 3. Evolución de T y P durante los dos años de muestreo en PB (izquierda) y en PA (derecha). Comenzando por la izquierda, están los datos del primer ciclo de muestreo, seguidos de los del segundo ciclo.

De la fig. 3 (izquierda) se deduce que las tendencias generales en T y P en los dos años de muestreo son similares. Sin embargo, si los observamos con mayor escala de detalle, se observan algunas diferencias.

Por ejemplo, durante el primer año de muestreo (2011), las lluvias otoñales comenzaron un poco más tarde (a finales de octubre) que durante el segundo (2012, en septiembre), y además, los picos alcanzados durante el segundo año fueron bastante mayores (P acumulada de octubre y noviembre 2011: 226 mm.; P acumulada octubre y noviembre 2012: 413 mm.). Además, los picos de precipitación correspondientes a la primavera, también fueron mayores en el segundo año de muestreo (P acumulada febrero-abril 2012: 97.3 mm.; P acumulada febrero-abril 2013: 462, 6 mm.).

Con respecto a las temperaturas, apenas hay diferencias significativas, a excepción de que las temperaturas medias alcanzadas durante el verano del primer año de muestreo fueron ligeramente mayores que durante el segundo (T media junio: 24 °C, T media julio: 25 °C, T media agosto: 28 °C de 2012; T media junio: 20 °C, T media julio: 23 °C, T media agosto: 24 °C de 2013).

3.2. De la parcela alta (PA)

Para los datos de PA, se consultó la estación (MA) 6: “Los Reales” de la Red HIDROSUR (fig. 3 derecha). Esta estación, además de contar con pluviómetro, dispone de nivómetro del cual se presentan los resultados en la fig. 4.

En esta parcela (fig. 3 derecha), las tendencias no son tan lineales si comparamos los dos años de muestreo para T y para P ya que se observan fluctuaciones (picos y descensos) mayores. El segundo año de muestreo fue mucho más lluvioso que el primero tanto en el otoño como en el resto del año, pero las diferencias fueron más notorias en invierno-primavera que en otoño-invierno (P acumulada octubre-noviembre 2011: 336.5 mm.; P acumulada octubre-noviembre 2012: 397 mm.; P acumulada enero-mayo 2012: 154.1 mm.; P acumulada enero-mayo 2013: 754 mm.). Estas diferencias en precipitación podrían deberse a que en el segundo año de muestreo, las nevadas fueron más abundantes y continuas en el período invierno-primavera lo que pone de manifiesto la importancia de estas nevadas en la PA y en un clima Mediterráneo tan cerca de la costa. Hay que resaltar que la cantidad de nieve acumulada en el año 2013 (fig. 4 y foto 3). También es destacable que los meses en los que se acumula más cantidad de nieve son febrero y abril; coincidiendo con las estaciones de invierno y primavera. En cuanto a las temperaturas, apenas se detectaron diferencias entre los dos años de muestreo.



Fotografía 3. Nevada en Los Reales (PA). 15 de febrero de 2012.

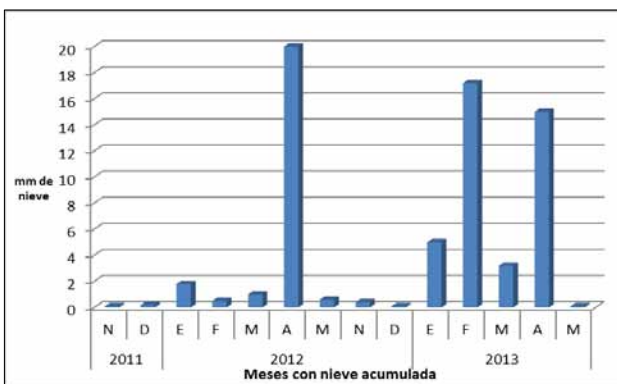


Figura 4. Cantidad de nieve acumulada (mm) en los meses con nieve en la PA. Datos procedentes de la Red HIDROSUR.

Si comparamos T y P de ambas parcelas, podemos ver que las tendencias generales son muy similares, aunque se observan ciertas diferencias significativas. En cuanto a T media, la diferencia entre PB y PA es de entre unos 3 y 9 grados más baja en PA durante los distintos meses del año. Por el contrario, el total de P acumulada fue mayor en PA con respecto a PB para los años de estudio (1940 mm. frente a 1399,5 mm.) y prácticamente todos los meses era mayor en PA que en PB.

4. Variables ambientales *in situ*: temperatura a nivel del suelo y humedad del suelo

Durante los dos años de muestreo de campo, se han obtenido **datos de humedad y de temperatura del suelo *in situ*** en las dos parcelas de estudio. Para la medición de la humedad, se utilizó un medidor de humedad absoluta (PCE-SMM 1; foto 4) de resolución 0.1 %; y para tomar los datos de temperatura, un medidor de temperatura (PCE-ST 1) de resolución de 0.1 °C y precisión $\pm 1.5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2\text{ }^{\circ}\text{C}$. La metodología empleada para tomar los datos y los resultados obtenidos se muestran en el capítulo 5 de la presente memoria.



Fotografía 4. Medidor de humedad absoluta.

5. Especies de estudio

5.1. Criterios de selección y especies estudiadas

La selección de las especies objeto de la presente tesis doctoral tuvo como criterio básico el de abarcar la máxima variedad de tipos funcionales existentes entre las especies de matorral de serpentinias, dando prioridad al **estudio de serpentinófitos obligados** según Pérez Latorre et al. (2013). Además, se tuvo en especial consideración el **estatus de conservación** de las especies a estudiar, puesto que se trata de poblaciones con un número de individuos reducido y especies con cierto grado de amenaza y/o protección.

El seguimiento fenológico se ha llevado a cabo durante los dos ciclos de muestreo (tabla 5), pero no todas las especies se estudiaron durante ambos ciclos. Esto se debe a

que hubo taxones a los que fue difícil hacer su seguimiento durante el segundo ciclo de muestreo porque desaparecieron las poblaciones a las que se les estaba haciendo el seguimiento. O por el contrario, se incluyeron nuevos taxones en el estudio durante el segundo ciclo de muestreo debido a que éstos fueron hallados durante los muestreos del primer ciclo.

El seguimiento ecomorfológico se llevó a cabo mayoritariamente durante la primavera-comienzos de verano del primer ciclo de muestreo y se completó en esa misma época en el segundo ciclo de muestreo.

En los trabajos de tipos funcionales, y muy especialmente en los de fenología, solo se estudian las **especies árido-activas o persistentes** (Evenari et al., 1975), que son las que tienen brotes activos o tallos aéreos durante todo el año, y por tanto han de tener adaptaciones funcionales que les permitan sobrevivir activamente a la sequía del mediterráneo. Las árido-pasivas por el contrario, son los efímeros (terófitos) y efemeroides (algunos geófitos y hemicriptófitos) y éstas desaparecen en su parte aérea, durante la estación desfavorable (Evenari et al., 1975) y por ello no son estudiadas bajo esta metodología. Las plantas estudiadas en ambas parcelas son árido-activas, a excepción de algunos de los serpentinófitos que son efemeroides (hemicriptófitos), y a pesar de ello se han estudiado por la importancia de disponer de datos funcionales de dichas especies.

Así, en base a los conocimientos del grupo RNM-115 sobre la vegetación de Sierra Bermeja (Cabezudo et al., 1998) y a los inventarios y transectos realizados en las parcelas de estudio (Apéndice I-C y V), se estudiaron los siguientes taxones (tabla 6):

Tabla 6. Taxones estudiados en PB y PA durante los dos años de muestreo.

TAXON	PB		PA	
	CICLO 1	CICLO 2	CICLO 1	CICLO 2
<i>Alyssum serpyllifolium</i> Desf. subsp. <i>malacitanum</i> Rivas Goday			x	x
<i>Arenaria montanta</i> L. subsp. <i>intincata</i> (Ser.) Pau		x		
<i>Armeria colorata</i> Pau			xR*	xR*
<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P. Beauv. subsp. <i>retusum</i>	x	x	x	x
<i>Bupleurum acutifolium</i> Boiss.	x*	x		
<i>Bupleurum rigidum</i> L. subsp. <i>rigidum</i>	x	x		
<i>Carex distachya</i> Desf.	x	x	x	x
<i>Centaurea haenseleri</i> (Boiss.) Boiss. & Reut.				xR*
<i>Cephalaria baetica</i> Boiss. *			x*	
<i>Cistus populifolius</i> L. subsp. <i>major</i> (Dunal) Heywood			x	x
<i>Cistus salviifolius</i> L.	x	x	x	x
<i>Digitalis obscura</i> L. subsp. <i>laciniata</i> (Lindl.) Maire	x	x		
<i>Erica scoparia</i> L. subsp. <i>scoparia</i>	x	x	x	x
<i>Euphorbia flavicoma</i> DC. subsp. <i>flavicoma</i>	x	x	x	x
<i>Fumana thymifolia</i> (L.) Webb			x	x
<i>Galium boissierianum</i> (Steud.) Ehrend. & Krendl	x	x	x	x
<i>Genista hirsuta</i> Vahl subsp. <i>lanuginosa</i> (Spach) Nyman	x	x	x	x
<i>Genista triacanthos</i> Brot.			x	x
<i>Glandora prostrata</i> (Loisel.) D. C. Thomas subsp. <i>lusitanica</i> (Samp.) D. C. Thomas	x	x	x	x
<i>Halimium atriplicifolium</i> (Lam.) Spach. subsp. <i>atriplicifolium</i>	x	x	x	x
<i>Lavandula stoechas</i> L.	x	x	x	x
<i>Linum narbonense</i> L.	x*	x		
<i>Linum carratricense</i> (Rivas Goday & Rivas Mart.) Mart.			x	x
<i>Phlomis purpurea</i> L.	x	x		
<i>Sanguisorba verrucosa</i> (G. Don) Ces.	x	x	x	x
<i>Stachelina baetica</i> DC.	x	x	x	x
<i>Teucrium reverchonii</i> Willk.	x	x		
<i>Thymus baeticus</i> Lacaita			x	x
<i>Ulex baeticus</i> Boiss. subsp. <i>baeticus</i>	x	x	x	x

Notas:

R*: muestreo realizado en parcela representativa.

**Bupleurum acutifolium* y *Linum narbonense* fueron halladas en PB una vez iniciado el primer ciclo de muestreo, por lo que el primer ciclo no se ha estudiado completo.

**Cephalaria baetica*: sólo había una pequeña población en las inmediaciones de la PA, y esta población fue desbrozada en mitad del período de estudio. Por tanto, no ha sido posible estudiarla.

**Digitalis obscura* subsp. *laciniata* solo pudo estudiarse un individuo porque suele presentarse de modo aislado en el área de estudio.

Todas las especies de la tabla son árido-activas, excepto *Bupleurum rigidum* subsp. *rigidum* y *Centaurea haenseleri* que son las únicas árido-pasivas estudiadas.

En el Apéndice III, se muestran fotografías de las plantas estudiadas.

5.2. Otras especies muestreadas fuera de las parcelas de detalle o representativa

Fuera de las parcelas de estudio establecidas (de detalle y representativa), se han estudiado las siguientes plantas:

- *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* Hidalgo Triana, Pérez Lat. & Cabezudo, subsp. nov.: ha sido muestreada fuera de las parcelas de estudio establecidas, puesto que su areal de distribución es muy restringido. Concretamente la coordenada UTM de la parcela de estudio es 30SUF0439 (datum ETRS89).
- Con objeto de estudiar el fenómeno de la serpentinomorfosis (Pichi-Sermolli, 1948), se ha estudiado la subespecie *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* fuera de la litología serpentínica, concretamente una población sobre gneises. La coordenada UTM de la parcela de estudio es 305441 E / 4038385 N (datum ETRS89).

Se han recolectado pliegos de herbario representativos de cada una de las plantas estudiadas en su momento de máximo esplendor fenológico, para las dos parcelas de estudio. Este material fue identificado siguiendo Blanca et al., (2011) para la mayoría de los casos y Castroviejo et al. (1986-2016) para algunos casos concretos. Una vez identificado y debidamente etiquetado y tratado, el material fue depositado en el herbario MGC de la Universidad de Málaga (Apéndice IV).

6. Caracterización fitosociológica de las parcelas de estudio

6.1. Mediante el inventario fitosociológico

Para la catalogación e identificación de las asociaciones vegetales estudiadas en las parcelas de estudio, se ha realizado un inventario fitosociológico (uno fue suficiente puesto que había un único biotopo) en cada una de las parcelas de estudio (en la de detalle y en la representativa tanto de PB como de PA), siguiendo la metodología de Braun-Blanquet (1979) y en la estación de máximo esplendor del matorral: primavera-inicios de verano. Para cada inventario, se tomaban datos referentes a: localidad, coordenadas (datos geográficos), fecha de inventario, autores (datos informativos), ecología o hábitat, inclinación, litología, altitud (datos ecológicos), área, altura de la vegetación, taxones e índice de cobertura de cada taxón usando la escala de Braun-Blanquet (1979). En esta escala, se combina la abundancia, teniendo en cuenta si los individuos están aislados o formando poblaciones, y la cobertura, en una escala de + a 5 (+: cobertura 0-1 %; 1: cobertura 1-10 %; 2: cobertura 10-25 %; 3: cobertura 25-50 %; 4: cobertura 50-75 %; 5: cobertura 75-100 %).

Los inventarios tomados (Apéndice I) fueron inicialmente comparados a las asociaciones ya descritas por Rivas Goday & Rivas-Martínez (1969), Cabezudo et al. (1998), Asensi & Díez (1991) y Rivas-Martínez et al. (2002), con objeto de detectar semejanzas fitosociológicas y adscribirlos a las asociaciones vegetales ya descritas. Así, se comprobó que los matorrales estudiados en PB y PA pertenecían a la clase fitosociológica *Cisto-Lavanduletea* Br.-Bl. (1940) 1952 (Cabezudo et al., 1998).

6.1.2. Esquema sintaxonómico:

CISTO-LAVANDULETEA Br.-Bl. in Br.-Bl., Molinier & Wagner 1940

+ Lavanduletalia stoechidis Br.-Bl. 1940 em. Rivas-Martínez 1968

* Staehelino-Ulicion baetici Rivas Goday & Rivas-Martínez 1969

Matorral de la PB: *Digitali laciniatae-Halimietum atriplicifolii* Rivas Goday & Rivas Martínez 1967 nom. invers. propos [Jaguarzal serpentinícola].

Matorral-jaguarzal serpentinícola que aparece en los pisos termo y mesomediterráneo con ombroclima subhúmedo-húmedo. Está caracterizado por nanofanerófitos y caméfitos como *Halimium atriplicifolium* subsp. *atriplicifolium*, *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* y *Digitalis obscura*

subsp. *laciniata*, y los endemismos serpentinícolas *Staezelina baetica*, *Galium boissierianum* y *Teucrium reverchonii*. Se trata de la etapa dinámica de sustitución del pinar-coscojar climácico de la serie *Pino pinastri-Querceto cocciferae* S y en muchas ocasiones se desarrolla bajo el bosque cuando este ha sido aclarado (Pérez Latorre et al., 1997; Cabezudo et al., 1998).

Matorral de la PA: *Genisto lanuginosae-Cistetum populifolii* Asensi & Díez Garretas 1988 [Jaral-breza serpentinícola].

Jaral-breza mesomediterráneo en ombroclima fundamentalmente húmedo. Por lo general aparece como formaciones densas dominadas por *Cistus populifolius* subsp. *major*, acompañada por nanofanerófitos y caméfitos como *Erica scoparia* subsp. *scoparia*, *Genista triacanthos*, *Cistus salviifolius*, *Halimium atriplicifolium* subsp. *atriplicifolium*, *Thymus baeticus* y *Ulex baeticus* subsp. *baeticus*. Es frecuente observarlo con un dosel arbóreo disperso de *Pinus pinaster* o *Abies pinsapo*. De distribución bermejense, se desarrolla sobre suelos conservados, y en ambientes frescos y húmedos. Constituye la etapa de sustitución del pinsapar perteneciente a la serie *Bunio macucae-Abietetum pinsapo* S y, secundariamente, del pinar-coscojar con madroños de la serie *Pino pinastri-Querceto cocciferae* S (Pérez Latorre et al., 1997; Cabezudo et al., 1998).

6.2. Mediante el transecto “line-intercept”

Una vez identificadas como asociación las comunidades vegetales estudiadas, se ha de comprobar si éstas son representativas o no del matorral de Sierra Bermeja según la bibliografía (Cabezudo et al., 1998; Asensi & Díez, 1988; Asensi & Díez, 1991; Rivas-Martínez & Rivas Goday, 1969).

Para ello, se estudió la cobertura vegetal de las especies en las parcelas mediante la técnica del transecto o “line intercept” (foto 5) desarrollado por Canfield (1941), ya que es uno de los más adecuados para el estudio de comunidades de matorral (Hidalgo & Cabezudo, 1994).

El método consiste en medir la distancia ocupada por cada especie y el número de individuos a lo largo del transecto; el porcentaje total ocupado por cada especie se relaciona con su porcentaje en cobertura y su importancia por abundancia de individuos. La longitud del transecto lineal son 20 m. (recomendados por la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía; Cabezudo et al., 1998) y en cada muestreo se hacen dos transectos en forma de cruz, uno siguiendo la inclinación de la ladera y otro siguiendo la curva de nivel de la ladera (simulando las dos bisectrices del cuadrado de la parcela), para abarcar la posible variedad en la distribución de las especies/individuos. Se han hecho dos transectos en cada parcela de estudio.



Fotografía 5. Foto del transecto “line-intercept” realizado en PB.

Los transectos lineales de PB y PA se encuentran en el Apéndice V.

6.2.1. Transectos de PB

Atendiendo a los 40 m. lineales totales inventariados, los taxones más abundantes en esta parcela en función de su cobertura lineal (en %) fueron *Brachypodium retusum*, *Halimium atripicifolium*, *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* y *Staehelina baetica* (tabla 7). La parcela contaba con casi un 10% de suelo desnudo.

Tabla 7. Taxones presentes en PB y en PA y su porcentaje de cobertura lineal (en base a los transectos de 40 m. lineales). En negrita los taxones más abundantes (a partir de un 10 % de cobertura).

PARCELA BAJA		PARCELA ALTA	
Taxones	%	Taxones	%
<i>Brachypodium retusum</i>	19,6	Suelo desnudo	29,95
<i>Halimium atripicifolium</i>	18,18	<i>Staehelina baetica</i>	14,21
<i>Ulex baeticus</i>	13,29	<i>Ulex baeticus</i>	10,15
<i>Staehelina baetica</i>	10,5	<i>Genista hirsuta lanuginosa</i>	9,64
Suelo desnudo	9,80	<i>Halimium atripicifolium</i>	9,64
<i>Phlomis purpurea</i>	4,90	<i>Brachypodium retusum</i>	6,60
<i>Quercus coccifera</i>	4,90	<i>Erica scoparia</i>	4,06
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	3,50	<i>Asphodelus albus</i>	3,05
<i>Cistus salviifolius</i>	2,80	<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	3,05
<i>Erica scoparia</i>	2,10	<i>Cistus salviifolius</i>	2,54
<i>Carex distachya</i>	1,40	<i>Carlina hispanica</i>	2,03
<i>Carlina hispanica</i>	1,90	<i>Carex distachya</i>	1,52
<i>Elaeoselinum millefolium</i>	1,40	<i>Genista triacanthos</i>	1,52
<i>Galium boissieranum</i>	1,40	<i>Fumana thymifolia</i>	1,02
<i>Bupleurum rigidum</i>	0,70	<i>Lavandula stoechas</i>	0,51
<i>Digitalis obscura</i>	0,70	<i>Thymus baeticus</i>	0,51
<i>Euphorbia flavicoma flavicoma</i>	0,70		
<i>Liliacea</i>	0,70		
<i>Linum narbonense</i>	0,70		
<i>Sanguisorba verrucosa</i>	0,70		
<i>Smilax aspera</i>	0,70		

El índice de Shannon obtenido para PB (en función del transecto lineal) es de 2,35.

6.2.1. Transectos de PA

Atendiendo a los 40 m. lineales totales inventariados, los taxones más abundantes en esta parcela en función de su cobertura lineal (en %) fueron *Staehelina baetica*, *Ulex baeticus* subsp. *baeticus*, *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* y *Halimium atripicifolium* subsp. *hatripicifolium* (tabla 7). La parcela contaba con un alto porcentaje de suelo desnudo (29.95 %).

El índice de Shannon obtenido para PA (en función del transecto lineal) es de 2.33.

6.3. Curvas de especies-distancia

Además, las curvas de especies-distancia (Mostacedo & Fredericksen, 2000; fig. 5) indicaron en PB que el transecto paralelo a las curvas de nivel abarcó un gran número de taxones con la distancia muestreada pero, sin embargo, en el transecto siguiendo la pendiente apenas llegó al 45% de especies acumuladas. Además su cobertura fue muy baja. La causa de esto podría ser la pendiente o la existencia de restos de abancalamiento de antiguos intentos de reforestación. En PA no ocurrió lo mismo siendo los dos transectos más similares.

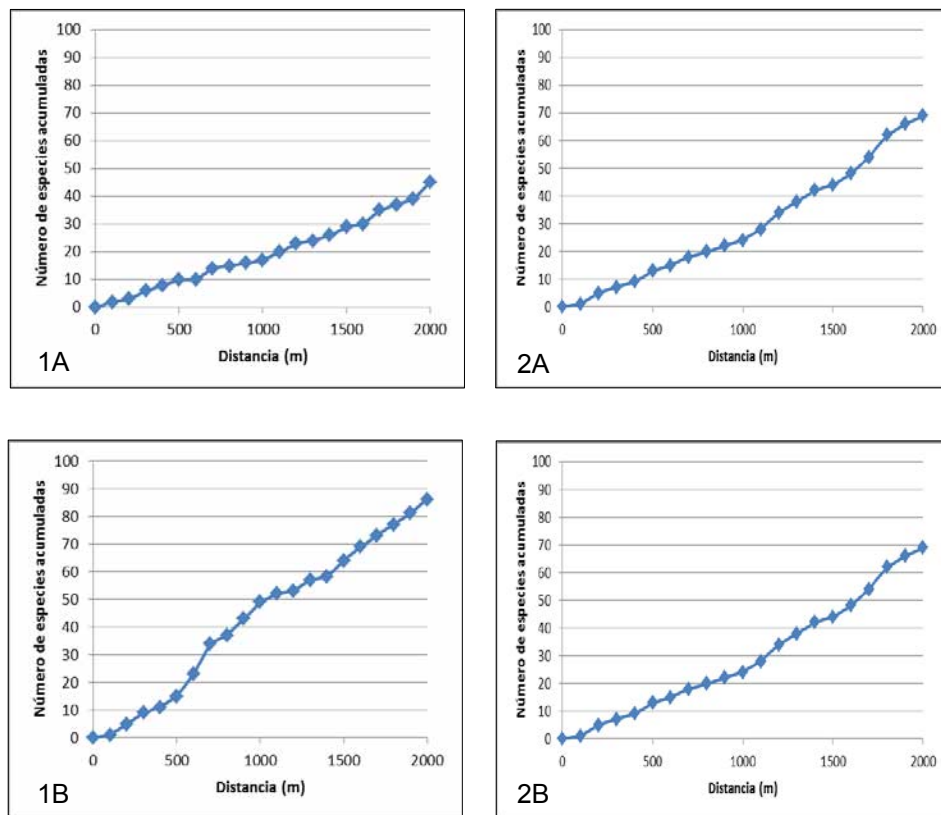


Figura 5. Curvas especies-distancia. 1A. De PB siguiendo las pendientes. 1B. De PB siguiendo las curvas de nivel. 2A. De PA siguiendo las pendientes. 2B. De PA siguiendo las curvas de nivel.

Las tablas incluidas en el Apéndice VI han sido utilizadas para comprobar la verdadera adscripción fitosociológica del matorral estudiado en cada una de las parcelas. La tabla de PB (tabla 1 de dicho Apéndice) indica que el matorral estudiado pertenece a la asociación *Digitali laciniatae-Halimietum atriplicifolii*, ya que tres de las especies características de esta asociación (*Digitalis obscura* subsp. *laciniata*, *Halimium atriplicifolium* subsp. *atriplicifolium* y *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*) están presentes en PB. La tabla de P A (tabla 2 de di cho Apéndice) indica que el matorral estudiado pertenece a la asociación *Genisto lanuginosae-Cistetum populifolii* Asensi & Díez-Garretas 1988.

Ambas asociaciones vegetales se encuentran en el **anexo I de la Directiva de Habitats** (92/43UE) con el código 53-5330 "**Matorrales termomediterráneos y pre-estépico**", que además están considerados como Hábitats prioritarios por el gobierno autonómico.

7. Bibliografía

- Aemet. Agencia Estatal de meteorología. Servidor de datos/ Acceso a datos/ Listado de contenidos/ Datos de observación. http://www.aemet.es/es/datos_abiertos. Fecha última consulta: marzo 2014.
- Ancochea Soto, E., Andonaegui Monero, P., Claro Moreno, A., De Ignacio San José, C., Huertas Coronel, M. J.; Merino Martínez, E., Orejana García, D., Pérez Soba Aguilar, C. & Villaseca González, C. 2015. Atlas de rocas ígneas. Departamento de Petrología y Geoquímica (Universidad Complutense de Madrid) <https://petroignea.wordpress.com/ortopiroxeno/>
- Asensi, A. & Díez-Garretas, B. 1988. Matorrales y jarales del sector rondeño; Doc. Phytosoc. N.S. XI: 263-274.
- Asensi Marfil, A. & Díez-Garretas, B. 1991. Ecología y sintaxonomía de los matorrales y jarales de la Serranía de Ronda (Andalucía, España). Doc. Phytosoc Vol. XIII.
- Cabezudo, B., Pérez Latorre, A. V., Navas Fernández, P., Gil Jiménez, Y. & Navas, D. Fernández. 1998. Paraje Natural de los Reales de Sierra Bermeja. Cartografía y evaluación de la flora y vegetación. Memoria de investigación. Departamento de Biología Vegetal. Universidad de Málaga.

- Cabezudo, B., Nieto Caldera J. M. & Pérez Latorre A. V. 1989. Contribución al conocimiento de la vegetación edafófila serpentinícola del sector rondeño (Málaga, España). *Acta Bot. Malacitana* 14: 291-294.
- Blanca, G., Cabezudo, B., Cueto, M., Morales Torres, C. & Salazar, C. (eds.). 2011. *Flora Vascular de Andalucía Oriental* (2ª edición corregida y aumentada). Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología*. Ed. Blume. Madrid.
- Canfield, R. H. 1941. Application of the "line intercept" method in sampling range vegetation. *Jour. Four.* 39: 338-394.
- Castroviejo, S. (coord.). 1986-2016. *Flora Iberica*. Real Jardín Botánico. CSIC. Madrid.
- De la Rosa, D. & J. M. Moreira. 1987. *Evaluación Ecológica de Recursos Naturales de Andalucía*. Agencia de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Duffus, J. H. 2002. Heavy Metals. A Meaningless Term by Pure Appl. Chem. 74 (5): 793-807.
- Evenari, M. E., Schulze, D., Kappen, L., Buschbom, U. & Lange, O. L. 1975. Adaptive mechanisms in desert plants. In: Vernberg, E. J. (ed.): *Physiological adaptation to the environment*, pp. 111-129. American Institute of Biological Sciences. New York.
- Gómez-Zotano J., Alcántara-Manzanares, J., Martínez-Ibarra, E. & Olmedo-Cobo, J. A. 2016. Applying the Technique of Image Classification to Climate Science: The Case of Andalusia (Spain). *Geographical research*.
- Galán Huertos E. & Romero Baena, A. 2008. Contaminación de Suelos por Metales Pesados. *Macla* (10) 48-60.
- Hidalgo M. I. & Cabezudo, B. 1994. Fenología y volumen de floración del matorral de la Sierra de Mijas (Málaga, S. España). *Acta Bot. malacitana* 19: 123-136
- HIDROSUR. Red Hidrosur de la Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio (http://www.redhidrosurmedioambiente.es/webgis2/portada_1.html). Fecha última consulta: marzo 2014.
- López Fernández, M. L., Marco, R., Piñas, S. & López, S. 2015. Mapa Isobioclimático de la España Peninsular y Balear. Documentos Aljibe "on-line", vol. II, nº 4. Ciudad Real: Surcos. <http://www.naturalezaenhispania.com> . Fecha última consulta: marzo 2016.
- IGME. 1978. Mapa Geológico de Estepona a escala 1:50.0000 (Magna). Hoja 1072. Segunda serie. Primera edición. Madrid.

- IGME. 1994. Mapa Geológico de Algeciras a escala 1:200.000 (Magna). Hoja 87. Primera edición. Madrid.
- Mostacedo, B. & Fredericksen, T. S. 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Santa Cruz, Bolivia.
- Pérez Latorre, A. V., Navas Fernández, P., Nieto, J. M. & Cabezudo, B. 1997. Los jarales de la Clase *Cisto-Lavanduletea* en el sur de la Península Ibérica (Andalucía, España). Acta Bot. Malacitana 22: 171-185.
- Pérez Latorre, A. V., Navas, P., Navas, D., Gil, Y. & Cabezudo, B. 1998. Datos sobre la flora y vegetación de la Serranía de Ronda (Málaga). Acta Bot. Malacitana, 23, 149-191.
- Pérez Latorre, A. & Cabezudo, B. 2002. La flora y el paisaje vegetal de la provincia de Málaga: importancia y conservación. Jábega 90: 25-39. Universidad de Málaga
- Pérez Latorre, A. V., Hidalgo Triana, N. & Cabezudo, B. 2013. Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin. Anales Jard. Bot. Madrid 70 (1): 62-71..
- Pichi Sermolli, R. E. G. 1948. Flora y vegetazione delle serpentini. Webbia 6: 1-378.
- Rivas Goday, S. & Rivas-Martínez, S. 1969. Matorrales y tomillares de la Península Ibérica comprendidos en la clase "*Ononido-Rosmarinetea*" Br.-Bl. 1947 (25):5-197.
- Rivas Martínez, S. 2007. Mapa de series, geoserias y geopermaseries de España. Memoria del Mapa de Vegetación potencial de España. Parte I. Itinera Geobot. 17: 5-436.
- Rivas Martínez, S. 2011. Mapa de series, geoserias y geopermaseries de vegetación de España. Memoria del Mapa de Vegetación Potencial de España. Parte II. Itinera Geobot. 18 (1): 5-424.

Apéndice I- Inventarios fitosociológicos del matorral serpentinícola Sur-ibérico

A) Del matorral sobre serpentinas de Lubrín (Almería)

INVENTARIO N°	1/2011	2/2011	3/2011	4/2011	5/2011	
Orientación	SE	SW	-	S	N	
Inclinación (°)	40	30	-	50	45	
Área (m ²)	150	250	200	100	200	
Litología	Serp.	Serp	Serp	Serp	Serp	
Altitud (m)	740	770	820	800	770	
Altura vegetación (cm)	100	80	50	70	120	
Características de Rosmarinetea						
<i>Anthyllis cytisoides</i>	+	+	+	.	.	III
<i>Cistus albidus</i>	2	1	3	1	2	V
<i>Coris monspeliensis</i> subsp. <i>syrtica</i>	.	.	+	.	.	I
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	+	I
<i>Fumana thymifolia</i>	+	.	+	1	.	III
<i>Rosmarinum officinalis</i>	1	3	1	2	1	V
<i>Stachys dubia</i>	1	I
<i>Thymelaea hirsuta</i>	.	1	+	.	+	III
Características de Rosmarinetalia						
<i>Cistus clusii</i> subsp. <i>clusii</i>	+	1	.	1	.	III
<i>Dianthus hispanicus</i> subsp. <i>hispanicus</i>	.	.	+	.	.	I
<i>Fumana laevipes</i>	+	+	.	+	.	III
<i>Genista umbellata</i> subsp. <i>umbellata</i>	+	1	+	1	.	IV
<i>Klasea flavescens</i> subsp. <i>leucantha</i>	.	.	+	.	.	I
<i>Thymus baeticus</i>	1	1	+	1	1	V
Anthyllidetalia terniflorae						
<i>Teucrium capitatum</i> subsp. <i>gracillimum</i>	.	.	+	.	.	I
<i>Fumana ericifolia</i>	.	+	.	1	.	II
Características de Cisto-Lavanduletea s. l.						
<i>Lavandula stoechas</i>	+	+	.	+	1	IV
<i>Cistus salviifolius</i>	.	.	+	.	+	II
Compañeras de Quercetea s. l.						
<i>Asparagus horridus</i>	+	+	.	.	.	II
<i>Pinus halepensis</i>	.	+	+	.	.	II
<i>Quercus rotundifolia</i>	.	.	+	.	1	II
<i>Ephedra fragilis</i>	+	I
<i>Quercus coccifera</i>	.	.	.	1	.	I
Compañeras Phagnalo-Rumicetea s. l.						
<i>Teucrium compactum</i>	1	+	+	+	+	V
<i>Phagnalon saxatile</i>	+	+	+	.	.	III
<i>Polygala rupestris</i>	+	.	+	.	.	II
<i>Launea lanifera</i>	.	+	.	.	.	I
Compañeras						
<i>Ulex parviflorus</i>	3	2	1	1	3	V
<i>Helycrisum stoechas</i>	+	+	.	+	+	IV
<i>Sedum sediforme</i>	1	1	+	+	.	IV
<i>Brachypodium retusum</i>	2	1	.	.	3	III
<i>Phlomis purpurea</i>	3	.	1	.	2	III

<i>Retama sphaerocarpa</i>	+	+	.	.	+	III
<i>Stipa tenacissima</i>	.	1	1	2	.	III

Otras compañeras

<i>Artemisia barrelieri</i>	.	.	+	.	.	I
<i>Hyparrhenia sinaica</i>	+	I
<i>Ophrys tenthredinifera</i>	.	.	+	.	.	I
<i>Phlomis lyncitis</i>	+	I
<i>Teucrium pseudochamaepitys</i>	.	.	+	.	.	I

Localidades. **1-5.** Almería. Cerro Jaroso. Lubrín. UF 580000/4117500-4118000.

Afinidad fitosociológica de las especies en base a Rivas Martínez et al. (2002).

B) Del matorral sobre serpentinas del Almirez (Almería)

INVENTARIO N°: 1; Orientación: SW; Inclinación (°): 35; Área (m²): 200; UTM: 508236/410448; Litología: Metaperidotitas; Altitud (m): 2321; Altura vegetación (cm): 35. Fecha: 9/7/2013.

***Genisto versicoloris-Juniperetum hemisphaericae* variante con *Juniperus sabina* (sabinar)**

<i>Alyssum serpyllifolium</i>	1
<i>Arrheratherum</i> sp.	2
<i>Berberis hispanica</i>	1
<i>Cerastium boissieri</i>	+
<i>Cirsium gregarium</i>	+
<i>Cytisus oromediterraneus</i>	2
<i>Erinacea anthyllis</i>	3
<i>Euphorbia flavicoma flavicoma</i>	+
<i>Festuca indigesta</i>	1
<i>Juniperus sabina</i>	+
<i>Jurinea humilis</i>	1
<i>Koeleria dasyphylla</i>	+
<i>Ptilotrichum spinosum</i>	+
<i>Sedum amplexicaule</i>	+
<i>Teucrium similatum</i>	+
<i>Thymus serpylloides</i>	2

INVENTARIO N°: 2; Orientación: S ; Inclinación (°): 35; Área (m²): 150; UTM: 508236/410448; Litología: Metaperidotita ; Altitud (m): 2326; Altura vegetación (cm): 30. Fecha: 9/7/2013.

***Genisto versicoloris-Cystisetum nevadensis* (piornal)**

<i>Acinos alpinus</i>	+
<i>Alyssum serpyllifolium</i>	+
<i>Apostis nevadensis</i>	+
<i>Arenaria armerina</i>	1
<i>Arrheratherum elatius</i>	+
<i>Berberis hispanica</i>	1
<i>Cirsium gregarium</i>	+
<i>Cytisus galianoi</i>	2
<i>Erinacea anthyllis</i>	3
<i>Erisimum nevadense</i>	+

<i>Euphorbia flavicoma flavicoma</i>	+
<i>Festuca pseudeskia</i>	2
<i>Genista baetica</i>	3
<i>Helianthemum</i> sp.	+
<i>Koeleria dasyphylla</i>	1
<i>Linum narbonense</i>	1
<i>Potentilla reuteri</i>	(+)
<i>Ptilotrichum spinosum</i>	+
<i>Scabiosa turolensis</i>	1
<i>Sedum tenuifolium</i>	+
<i>Sesamoides purpurascens</i>	+
<i>Teucrium simulatum</i>	1
<i>Thymus serpylloides</i>	2

INVENTARIO N°: 3; Orientación: S; Inclinação (°): 40; Área (m²): 35; UTM: 507946/4104207; Litología: Metaperidotita; Altitud (m): 2318; Altura vegetación (cm): 20. Fecha: 9/7/2013.

Campanulo willkommii-Polystichetum lonchiditis

<i>Agrostis nevadensis</i>	+
<i>Anarrhinum laxiflorum</i>	+
<i>Arrheratherum elatius</i>	+
<i>Asplenium adiantum nigrum</i> var. <i>corunnense</i>	(+)
<i>Bunium macuca</i>	+
<i>Cerastium boissieri</i>	+
<i>Cystopteris fragilis</i>	(+)
<i>Cytisus oromediterraneus</i>	+
<i>Deschampsia flexuosa</i>	+
<i>Dryopteris submontana</i>	1
<i>Koeleria dasyphylla</i>	+
<i>Ptilotrichum spinosum</i>	1
<i>Thymus serpylloides</i>	+
<i>Urtica dioica</i>	+

INVENTARIO N°: 4; Orientación: W; Inclinação (°): 15; Área (m²): 400; UTM: 507632/4104677; Litología: Metaperidotitas; Altitud (m): 2400; Altura vegetación (cm): 40. Fecha: 9/7/2013.

Sideritido glacialis-Arenarietum pungentis

<i>Acinos alpinus</i>	+
<i>Alyssum serpyllifolium</i>	+
<i>Arenaria pungens</i>	1
<i>Arenaria tetraquetra</i>	+
<i>Asperula aristata</i>	+
<i>Cerastium boissieri</i>	+
<i>Cytisus oromediterraneus</i>	2
<i>Erinacea anthyllis</i>	3
<i>Erysimum baeticum</i>	+
<i>Festuca indigesta</i>	3
<i>Festuca pseudeskia</i>	+
<i>Jurinea pinnata</i>	+
<i>Poa ligulata</i>	+
<i>Sedum tenuifolium</i>	+
<i>Sideritis glacialis</i>	+
<i>Thymus serpylloides</i>	2

Afinidad fitosociológica de las especies en base a El Aallali (2003).

C) De las parcelas de estudio (Sierra Bermeja, Málaga)

C.1. Inventario de la Parcela Baja (Parcela de detalle)

UTM: 304509/4039557; Orientación: SE; Inclinação: 30°; Cobertura: 80%; Altitud: 590 m;
Litología: peridotita (dunita); Área: 120 m²; Altura vegetación: 100 cm; Fecha: 17/4/2012.

Características de asociación (*Digitali laciniatae-Halimietum atriplicifolii*)

<i>Digitalis obscura</i> subsp. <i>laciniata</i>	+
<i>Genista hirsuta</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	+
<i>Halimium atriplicifolium</i> subsp. <i>atriplicifolium</i>	4

Características de alianza (*Staehelino-Ulicion*)

<i>Staehelina baetica</i>	1
<i>Teucrium reverchonii</i>	+
<i>Ulex baeticus</i> subsp. <i>baeticus</i>	3

Características de clase (*Cisto-Lavanduletea*)

<i>Cistus salviifolius</i>	1
<i>Glandora prostrata</i> subsp. <i>lusitanica</i>	+

Compañeras

<i>Bellis pappulosa</i>	+
<i>Brachypodium retusum</i>	3
<i>Carex distachya</i>	1
<i>Daphne gnidium</i>	+
<i>Elaeoselinum asclepium</i> subsp. <i>millefolium</i>	1
<i>Erica scoparia</i>	2
<i>Galium boissierianum</i>	+
<i>Linum narbonense</i>	+
<i>Phlomis purpurea</i>	1
<i>Quercus coccifera</i>	+
<i>Sanguisorba verrucosa</i>	+
<i>Scilla maritima</i>	+
<i>Smilax aspera</i>	+

C.2. Inventario de la Parcela Baja (Parcela representativa)

UTM: 304509/4039557; Orientación: SE; Inclinação: 40°; Cobertura: 90%; Altitud: 590 m;
Litología: peridotita (dunita); Área: 140 m²; Altura vegetación: 110 cm; Fecha: 17/4/2012.

Características de asociación (*Digitali laciniatae-Halimietum atriplicifolii*)

<i>Halimium atriplicifolium</i> subsp. <i>atriplicifolium</i>	3
<i>Genista hirsuta</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	1

Características de alianza (*Staezelino-Ulicion*)

<i>Ulex baeticus</i> subsp. <i>baeticus</i>	4
<i>Staezelina baetica</i>	1

Características de clase (*Cisto-Lavanduletea*)

<i>Cistus salviifolius</i>	1
<i>Glandora prostrata</i> subsp. <i>lusitanica</i>	1
<i>Lavandula stoechas</i>	1

Compañeras

<i>Arenaria montana</i> subsp. <i>montana</i>	+
<i>Bellis pappulosa</i>	1
<i>Brachypodium retusum</i>	4
<i>Bupleurum rigidum</i>	+
<i>Carex distachya</i>	+
<i>Elaeoselinum asclepium</i> subsp. <i>millefolium</i>	1
<i>Erica arborea</i>	+
<i>Erica scoparia</i>	2
<i>Linum narbonense</i>	+
<i>Phlomis purpurea</i>	1
<i>Quercus coccifera</i>	1
<i>Scilla maritima</i>	+
<i>Selaginella denticulata</i>	+
<i>Teucrium reverchonii</i>	+

Afinidad fitosociológica de las especies en base a Rivas Martínez et al. (2002); Rivas Goday & Rivas Martínez (1969); Cabezudo et al. (1998) y Asensi & Díez (1991).

C.3. Inventario de la Parcela Alta (Parcela de detalle)

UTM: 30S 302.870.59/4.039.286.46 m. Orientación: SE. Inclinação: 20°. Cobertura: 80%. Altitud: 1250 m.
Litología: peridotita (Iherzolita). Área: 125 m². Altura vegetación: 40 cm. Fecha: 13/6/2012.

Características de asociación (*Genisto lanuginosae-Cistetum populifolii*)

<i>Cistus populifolius</i> subsp. <i>major</i>	1
<i>Halimium atripicifolium</i> subsp. <i>atripicifolium</i>	3
<i>Genista triacanthos</i>	1

Características de alianza (*Staehelino-Ulicion*)

<i>Alyssum serpyllifolium</i> subsp. <i>malacitanum</i>	+
<i>Genista hirsuta</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	2
<i>Staehelina baetica</i>	2
<i>Ulex baeticus</i> subsp. <i>baeticus</i>	2

Características de clase (*Cisto-Lavanduletea*)

<i>Cistus salviifolius</i>	+
<i>Glandora prostrata</i> subsp. <i>lusitanica</i>	1

Compañeras

<i>Anthyllis vulneraria</i>	r
<i>Aphyllantes monspeliensis</i>	r
<i>Asphodelus albus</i>	r
<i>Brachypodium retusum</i>	2
<i>Carlina hispanica</i>	+
<i>Coris monspeliensis</i>	r
<i>Erica scoparia</i>	1
<i>Juniperus oxycedrus</i>	r
<i>Linum carratricense</i>	+
<i>Sesamoides canescens</i>	r
<i>Thymus baeticus</i>	+

C.4. Inventario de la Parcela Alta (Parcela representativa)

UTM: 30S 302.870.59/4.039.286.46 m; Orientación: SE; Inclinação: 20°; Cobertura: 60%; Altitud: 1270 m;
Litología: peridotita ((Iherzolita); Área: 125 m²; Altura vegetación: 35 cm; Fecha: 13/6/2012.

Características de asociación (*Genisto lanuginosae-Cistetum populifolii*)

<i>Cistus populifolius</i> subsp. <i>major</i>	+
--	---

<i>Genista triacanthos</i>	+
<i>Halimium atriplicifolium</i>	3

Características de alianza (*Staehelino-Ulicion*)

<i>Genista hirsuta</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	2
<i>Staehelina baetica</i>	2
<i>Ulex baeticus</i> subsp. <i>baeticus</i>	2

Características de clase (*Cisto-Lavanduletea*)

<i>Cistus salviifolius</i>	+
<i>Glandora prostrata</i> subsp. <i>lusitanica</i>	+
<i>Lavandula stoechas</i>	+

Compañeras

<i>Asphodelus albus</i>	r
<i>Brachypodium retusum</i>	2
<i>Carex distachya</i>	1
<i>Coris monspeliensis</i>	r
<i>Dactylis hispanica</i>	r
<i>Erica scoparia</i>	2
<i>Fumana thymifolia</i>	+
<i>Linum carratricense</i>	+
<i>Senecio eriopus</i>	r
<i>Teucrium simlatum</i>	r
<i>Thymus baeticus</i>	+

Afinidad fitosociológica de las especies en base a Rivas Martínez et al. (2002); Rivas Goday & Rivas Martínez (1969); Cabezudo et al. (1998); Asensi & Díez (1991).

Bibliografía

Asensi Marfil, A. & Díez-Garretas, B. 1991. Ecología y sintaxonomía de los matorrales y jarales de la Serranía de Ronda (Andalucía, España). Documents phytosociologiques. Vol. XIII.

El Aallali, A. 2003. Cartografía botánico-ecológica de detalle en la Alpujarra: la vertiente sur del Parque Natural de Sierra Nevada. Tesis Doctoral inéd. Universidad de Granada.

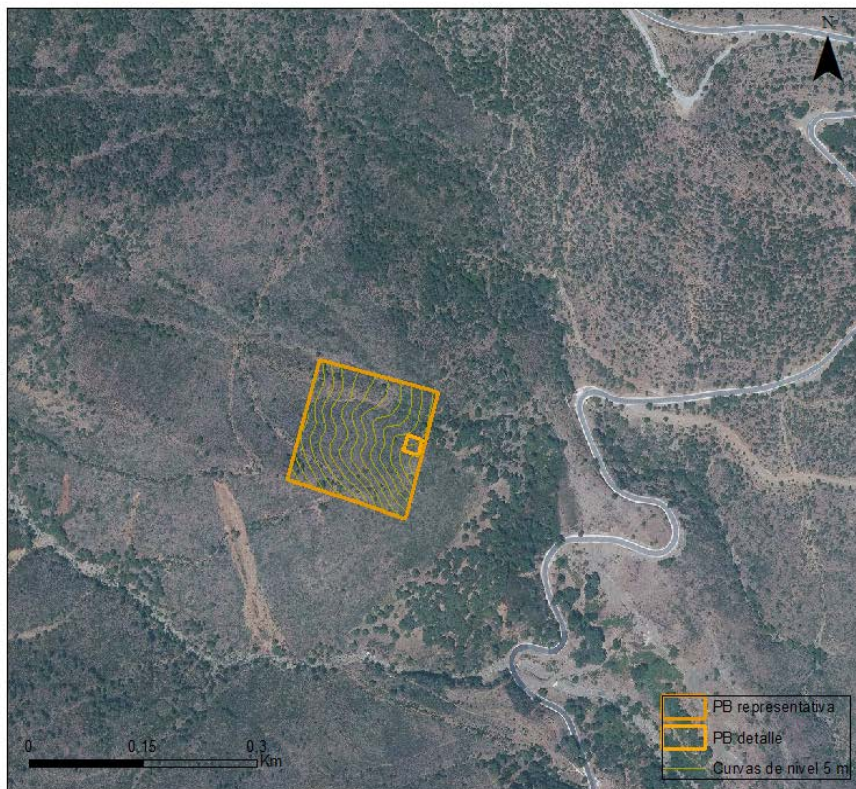
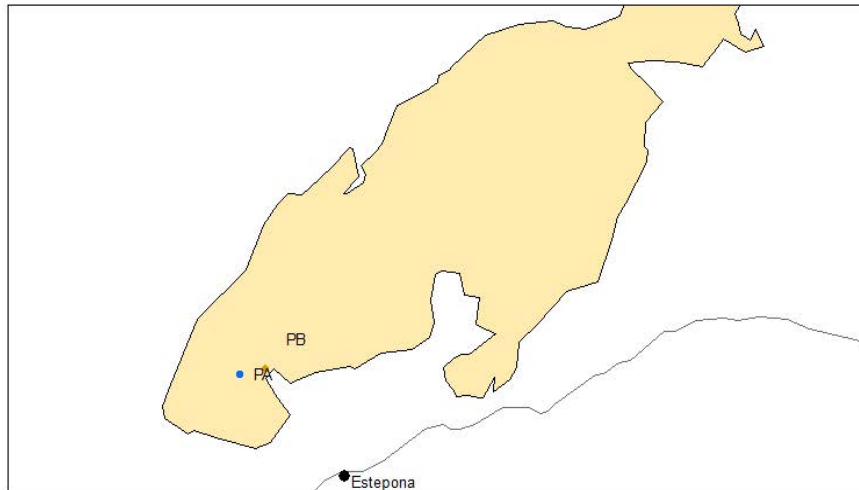
Cabezudo, B., Pérez Latorre, A. V., Navas Fernández, P., Gil Jiménez, Y. & Navas Fernández, D. 1998. Paraje Natural de los Reales de Sierra Bermeja. Cartografía y evaluación de la flora y vegetación. Memoria de investigación. Departamento de Biología Vegetal. Universidad de Málaga.

Rivas Goday, S. & Rivas-Martínez, S. 1969. Matorrales y tomillares de la Península Ibérica comprendidos en la clase "*Ononido-Rosmarinetea*" Br.-Bl. 1947. Anales Inst. Bot. Cavanilles 25: 5-197.

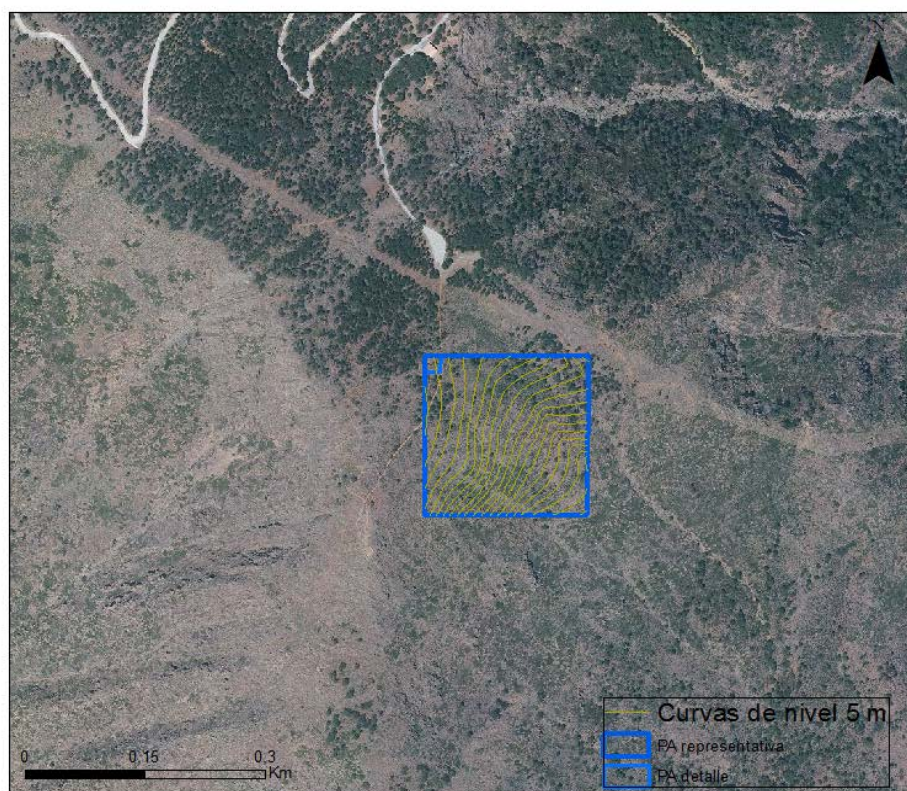
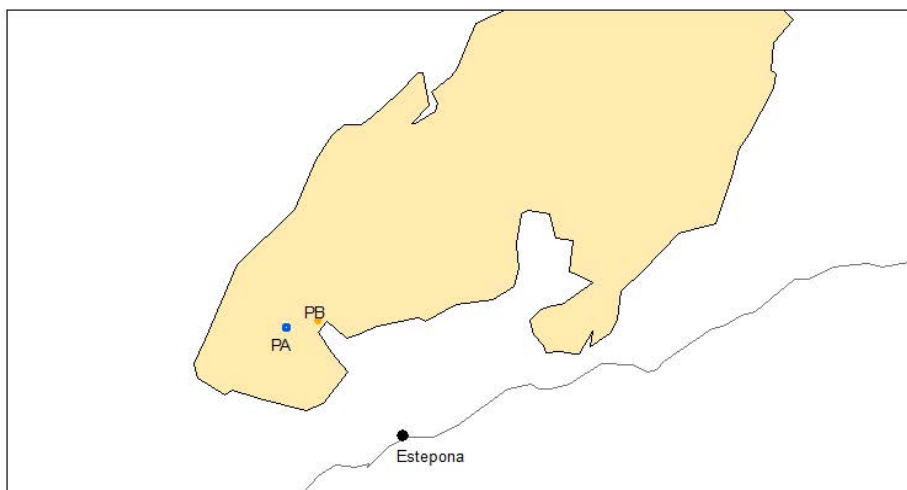
Rivas Martínez, S., Díaz T. E., Fernández González, F., Izco, J., Loidi, J., & Penas, A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. *Itinera Geobot.* 15 (2): 433-922.

Apéndice II.- Mapas de ubicación de las parcelas.

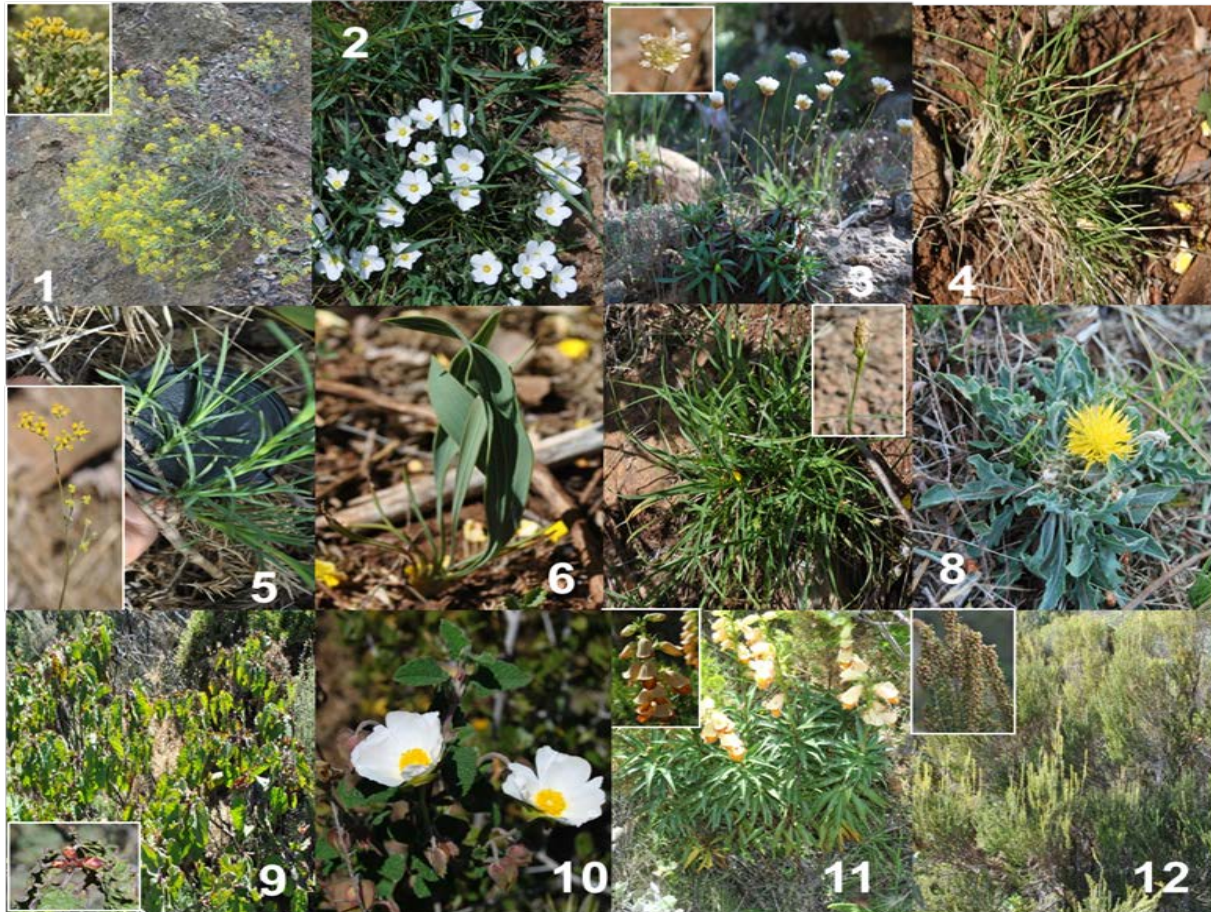
A) Mapa de ubicación de la parcela baja (PB)

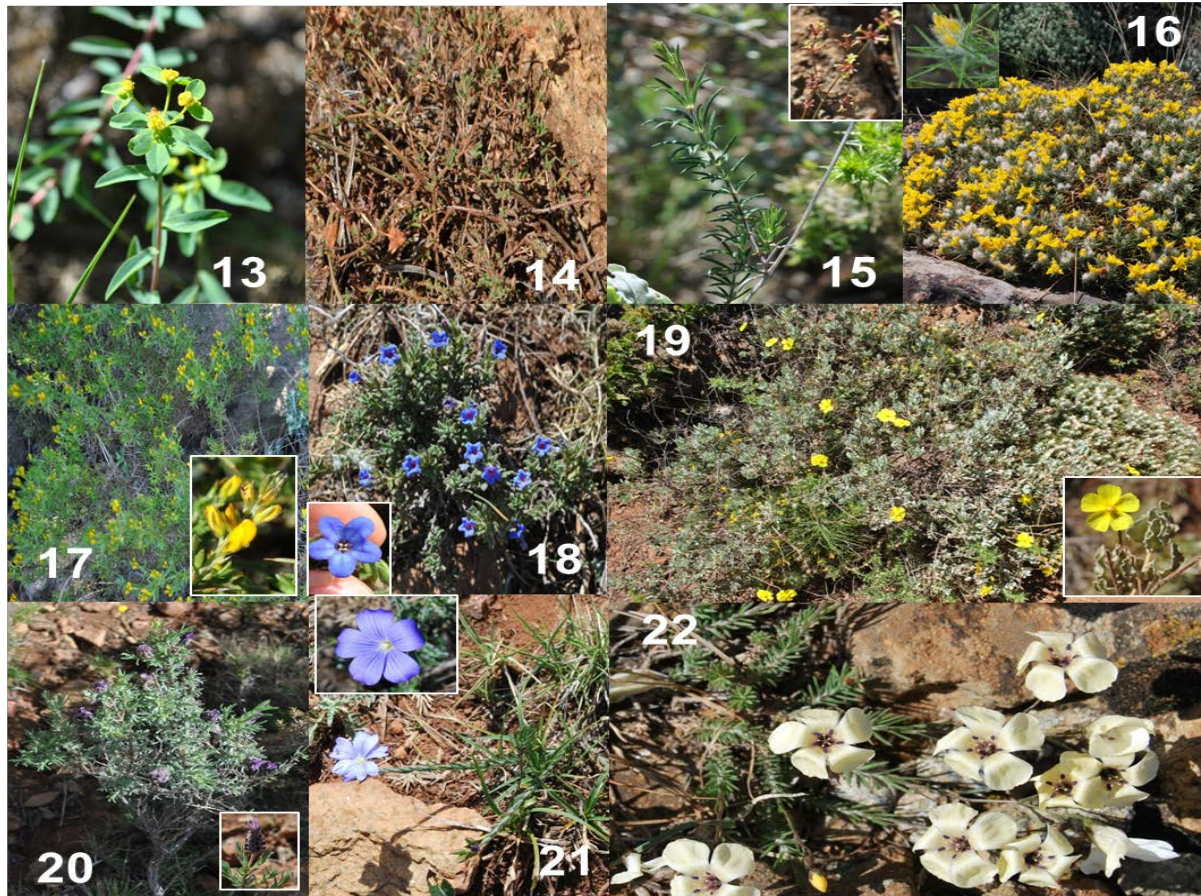


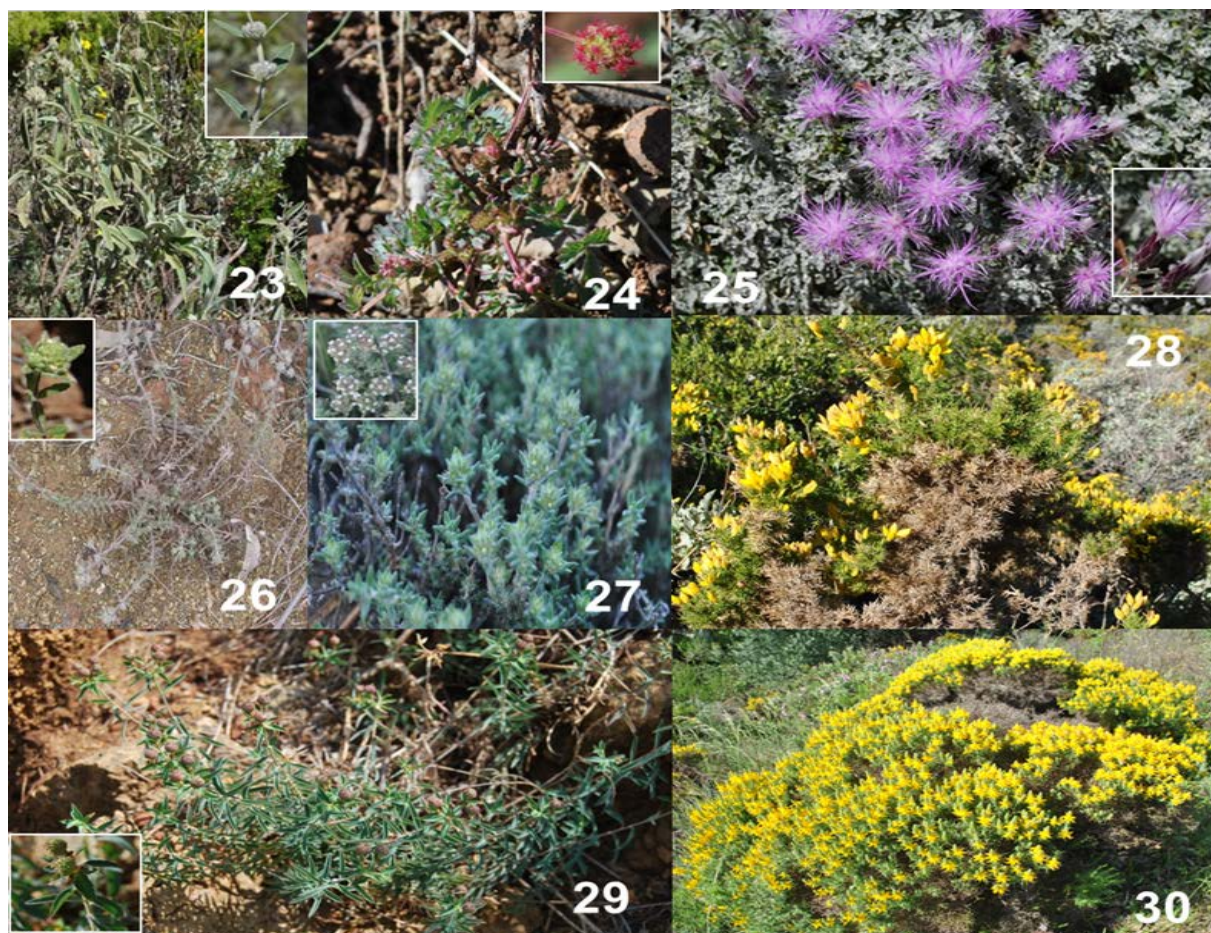
B) Mapa de ubicación de la parcela alta (PA)



Apéndice III.- Fotografías de las plantas estudiadas.







Nombres:

- | | |
|--|--|
| 1 <i>Alyssum serpyllifolium</i> subsp. <i>malacitanum</i> | 21 <i>Linum narbonense</i> |
| 2 <i>Arenaria montana</i> subsp. <i>intricata</i> | 22 <i>Linum carratricense</i> |
| 3 <i>Armeria colorata</i> | 23 <i>Phlomis purpurea</i> |
| 4 <i>Brachypodium retusum</i> subsp. <i>retusum</i> | 24 <i>Sanguisorba verrucosa</i> |
| 5 <i>Buplerum acutifolium</i> | 25 <i>Stachys baetica</i> |
| 6 <i>Buplerum rigidum</i> subsp. <i>rigidum</i> | 26 <i>Teucrium reverchonii</i> |
| 7 <i>Carex distachya</i> | 27 <i>Thymus baeticus</i> |
| 8 <i>Centaurea haenseleri</i> | 28 <i>Ulex baeticus</i> subsp. <i>baeticus</i> |
| 9 <i>Cistus populifolius</i> | 29 <i>Euphorbia flavicoma</i> subsp. <i>bermejense</i> |
| 10 <i>Cistus salviifolius</i> | 30 <i>Genista hirsuta</i> subsp. <i>lanuginosa</i> (gneis) |
| 11 <i>Digitalis obscura</i> subsp. <i>lacinita</i> | |
| 12 <i>Erica scoparia</i> | |
| 13 <i>Euphorbia flavicoma</i> subsp. <i>flavicoma</i> | |
| 14 <i>Fumana thymifolia</i> | |
| 15 <i>Galium boissierianum</i> | |
| 16 <i>Genista hirsuta</i> subsp. <i>lanuginosa</i> | |
| 17 <i>Genista triacanthos</i> | |
| 18 <i>Glandora prostrata</i> subsp. <i>lusitanica</i> | |
| 19 <i>Halimium atriplicifolium</i> subsp. <i>atriplicifolium</i> | |
| 20 <i>Lavandula stoechas</i> | |

Apéndice IV.- Pliegos de herbario alojados en el herbario MGC de la UMA.

Nherbario	Taxon	Provincia	Municipio	Localidad	UTM	Altura	Fecha	Observaciones	Litología
75377	<i>Alyssum serpyllifolium malacitanum</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	05/06/2012	R: 1090/12	Peridotitas
75062	<i>Arenaria montana intricata</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	15/05/2012	R: 778/12	Peridotitas
75799	<i>Brachypodium retusum retusum</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	12/07/2012	R: 1515/12	Peridotitas
75802	<i>Brachypodium retusum retusum</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	12/07/2012	R: 1518/12	Peridotitas
75545	<i>Bupleurum acutifolium</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	13/06/2012	R: 1258/12	Peridotitas
75796	<i>Bupleurum rigidum rigidum</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	12/07/2012	R: 1512/12	Peridotitas
74614	<i>Carex distachya</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	17/04/2012	R: 351/12	Peridotitas
75065	<i>Carex distachya</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	15/05/2012	R: 781/12	Peridotitas
75553	<i>Centaurea haenseleri</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	13/06/2012	R: 1266/12	Peridotitas
75372	<i>Cistus populifolius major</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	05/06/2012	R: 1085/12	Peridotitas
74612	<i>Cistus salviifolius</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	17/04/2012	R: 349/12	Peridotitas
75060	<i>Cistus salviifolius</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	15/05/2012	R: 776/12	Peridotitas
76166	<i>Digitalis obscura laciniata</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	13/08/2012	R: 1519/12	Peridotitas
78126	<i>Erica scoparia</i>	Ma	Estepona	Sierra Bermeja. El Cañuelo	30SUF0450939557	590	14/02/2014	R: 2/14	Peridotitas
75370	<i>Euphorbia flavicoma flavicoma</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	05/06/2012	R: 1083/12	Peridotitas
75057	<i>Euphorbia flavicoma flavicoma</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	15/05/2012	R: 773/12	Peridotitas
81774	<i>Euphorbia flavicoma bermejense</i>	Ma	Estepona	Sierra Bermeja	30SUF0439	500	13/01/2016	R: 1/16	Peridotitas
75550	<i>Fumana thymifolia</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	13/06/2012	R: 1263/12	Peridotitas
75369	<i>Galium boissierianum</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	05/06/2012	R: 1082/12	Peridotitas
75547	<i>Galium boissierianum</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	13/06/2012	R: 1260/12	Peridotitas
75050	<i>Genista hirsuta lanuginosa</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	15/05/2012	R: 766/12	Peridotitas
75375	<i>Genista hirsuta lanuginosa</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	05/06/2012	R: 1088/12	Peridotitas
78127	<i>Genista hirsuta lanuginosa</i>	Ma	Estepona	Sierra Bermeja. El Cañuelo	30SUF0629937195	280	14/02/2014	R: 3/14	Gneises
75058	<i>Genista triacanthos</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	15/05/2012	R: 774/12	Peridotitas
74273	<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	13/03/2012	R: 89/12	Peridotitas
74275	<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	Ma	Estepona	Sierra Bermeja. Mirador de los R	30SUF0287339317	1270	13/03/2012	R: 91/12	Peridotitas
75053	<i>Halimium atriplicifolium atriplicifolium</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	15/05/2012	R: 769/12	Peridotitas
75373	<i>Halimium atriplicifolium atriplicifolium</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	05/06/2012	R: 1086/12	Peridotitas
74615	<i>Lavandula stoechas</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	17/04/2012	R: 352/12	Peridotitas
75555	<i>Lavandula stoechas</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	13/06/2012	R: 1268/12	Peridotitas
74613	<i>Linum narbonense</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	17/04/2012	R: 350/12	Peridotitas
75558	<i>Linum carratricense</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	13/06/2012	R: 1270/12	Peridotitas
75051	<i>Phlomis purpurea</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	15/05/2012	R: 767/12	Peridotitas
74611	<i>Sanguisorba verrucosa</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	17/04/2012	R: 348/12	Peridotitas
75061	<i>Sanguisorba verrucosa</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	15/05/2012	R: 777/12	Peridotitas
75544	<i>Stachelia baetica</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	13/06/2012	R: 1257/12	Peridotitas
75800	<i>Stachelia baetica</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	12/07/2012	R: 1516/12	Peridotitas
75798	<i>Teucrium reverchonii</i>	Ma	Estepona	El Cañuelo	30SUF0450939557	590	12/07/2012	R: 1514/12	Peridotitas
75801	<i>Thymus baeticus</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	12/07/2012	R: 1517/12	Peridotitas
75376	<i>Ulex baeticus</i>	Ma	Estepona	Mirador de Los Reales	30SUF0287339317	1270	05/06/2012	R: 1089/12	Peridotitas
74274	<i>Ulex baeticus</i>	Ma	Estepona	Sierra Bermeja. El Cañuelo	30SUF0450939557	590	13/03/2012	R: 90/12	Peridotitas

Apéndice V.- Transectos line-intercept de las parcelas de estudio (de detalle).

Transecto PB (en dirección vertical)	Inicio	Fin	Alt.
<i>Erica scoparia</i>	0	100	140
<i>Brachypodium retusum</i>	0	120	60
<i>Phlomis purpurea</i>	85	95	15
Suelo desnudo	100	140	0
<i>Brachypodium retusum</i>	140	223	45
<i>Ulex baeticus</i>	150	200	90
Suelo desnudo	200	235	0
<i>Halimium atripicifolium</i>	235	300	75
<i>Brachypodium retusum</i>	290	500	70
<i>Ulex baeticus</i>	300	420	90
<i>Halimium atripicifolium</i>	420	455	60
<i>Phlomis purpurea</i>	490	505	60
Suelo desnudo	510	555	0
<i>Brachypodium retusum</i>	555	660	50
<i>Phlomis purpurea</i>	570	620	130
<i>Ulex baeticus</i>	615	670	75
<i>Brachypodium retusum</i>	670	690	15
<i>Ulex baeticus</i>	690	735	75
Suelo desnudo	735	760	0
<i>Brachypodium retusum</i>	760	970	50
<i>Ulex baeticus</i>	860	1000	120
<i>Halimium atripicifolium</i>	890	1040	110
<i>Brachypodium retusum</i>	1040	1060	40
Suelo desnudo	1060	1075	0
<i>Stachelina baetica</i>	1075	1090	10
<i>Ulex baeticus</i>	1090	1135	35
<i>Halimium atripicifolium</i>	1135	1180	60
<i>Ulex baeticus</i>	1180	1210	60
<i>Brachypodium retusum</i>	1210	1250	40
<i>Halimium atripicifolium</i>	1235	1360	95
<i>Brachypodium retusum</i>	1270	1425	50
<i>Halimium atripicifolium</i>	1365	1435	90
<i>Ulex baeticus</i>	1410	1480	60
<i>Halimium atripicifolium</i>	1465	1580	100
<i>Phlomis purpurea</i>	1500	1510	50
Suelo desnudo	1585	1620	0
<i>Stachelina baetica</i>	1620	1640	15
<i>Brachypodium retusum</i>	1620	1680	20
<i>Stachelina baetica</i>	1640	1665	20
<i>Ulex baeticus</i>	1650	1695	70
<i>Halimium atripicifolium</i>	1640	1710	120
Suelo desnudo	1710	1735	0
<i>Ulex baeticus</i>	1735	1790	60
<i>Halimium atripicifolium</i>	1790	1835	100
<i>Carlina hispanica</i>	1825	1835	15
<i>Ulex baeticus</i>	1830	1925	70
<i>Brachypodium retusum</i>	1840	1970	40
<i>Halimium atripicifolium</i>	1890	1910	75
<i>Cistus salviifolius</i>	1900	1915	60
<i>Linum narbonense</i>	1920	1925	40
<i>Halimium atripicifolium</i>	1930	2000	120
<i>Bupleurum rigidum</i>	1970	1975	5
<i>Elaeostelinum asclepium millefolium</i>	1990	1995	5

Transecto PB (en dirección horizontal)	Inicio	Fin	Alt.
<i>Phlomis purpurea</i>	0	20	80
Suelo con roca	0	120	0
<i>Cistus salviifolius</i>	120	121	40
<i>Halimium atripicifolium</i>	120	180	90
<i>Ulex baeticus</i>	160	190	95
<i>Halimium atripicifolium</i>	160	210	110
<i>Brachypodium retusum</i>	130	285	30
<i>Ulex baeticus</i>	210	230	80
<i>Halimium atripicifolium</i>	230	270	110
<i>Quercus coccifera</i>	260	330	80
<i>Brachypodium retusum</i>	250	340	45
<i>Halimium atripicifolium</i>	330	390	140
<i>Ulex baeticus</i>	400	490	100
<i>Quercus coccifera</i>	410	430	90
<i>Brachypodium retusum</i>	400	440	60
<i>Quercus coccifera</i>	450	480	90
<i>Phlomis purpurea</i>	480	490	85
<i>Halimium atripicifolium</i>	475	560	110
<i>Euphorbia flavicoma flavicoma</i>	495	510	65
<i>Brachypodium retusum</i>	490	535	55
<i>Smilax aspera</i>	490	520	70
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	490	550	75
<i>Phlomis purpurea</i>	550	580	110
<i>Staeheleina baetica</i>	565	570	70
<i>Ulex baeticus</i>	570	590	90
<i>Quercus coccifera</i>	575	610	110
<i>Brachypodium retusum</i>	550	600	85
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	550	600	80
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	600	640	65
<i>Brachypodium retusum</i>	620	640	30
<i>Staeheleina baetica</i>	620	640	65
<i>Ulex baeticus</i>	630	660	90
<i>Brachypodium retusum</i>	645	700	60
<i>Quercus coccifera</i>	650	690	100
<i>Elaeagnus asclepium</i>	690	700	35
Suelo desnudo	695	700	0
<i>Halimium atripicifolium</i>	700	810	100
<i>Quercus coccifera</i>	700	710	95
<i>Liliacea hoja plana</i>	710	720	20
<i>Staeheleina baetica</i>	710	720	10
<i>Sanguisorba verrucosa</i>	780	795	10
<i>Cistus salviifolius</i>	810	820	85
<i>Brachypodium retusum</i>	800	830	45
<i>Ulex baeticus</i>	810	880	140
<i>Halimium atripicifolium</i>	820	870	150
<i>Galium boissieranum</i>	810	820	50
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	820	840	35
<i>Halimium atripicifolium</i>	880	930	150
<i>Erica scoparia</i>	920	950	140
<i>Ulex baeticus</i>	930	950	60
<i>Digitalis obscura</i>	940	965	70
<i>Halimium atripicifolium</i>	960	1015	90
<i>Brachypodium retusum</i>	960	980	35
Suelo desnudo	1010	1040	0
<i>Halimium atripicifolium</i>	1040	1110	100
<i>Cistus salviifolius</i>	1040	1050	40
<i>Brachypodium retusum</i>	1070	1110	50
<i>Ulex baeticus</i>	1110	1200	85
<i>Halimium atripicifolium</i>	1120	1230	95
<i>Brachypodium retusum</i>	1210	1230	35
<i>Staeheleina baetica</i>	1240	1290	40
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	1290	1300	35
<i>Ulex baeticus</i>	1330	1380	50
Suelo desnudo	1380	1400	0
<i>Carex distachya</i>	1400	1410	10
<i>Quercus coccifera</i>	1400	1430	10
<i>Staeheleina baetica</i>	1400	1420	25
<i>Hojarasca</i>	1440	1455	0
<i>Brachypodium retusum</i>	1455	1475	20
<i>Staeheleina baetica</i>	1470	1475	25
<i>Halimium atripicifolium</i>	1475	1530	65
<i>Brachypodium retusum</i>	1510	1540	10
<i>Staeheleina baetica</i>	1540	1560	15
<i>Halimium atripicifolium</i>	1550	1645	85
<i>Carex distachya</i>	1550	1560	15
<i>Staeheleina baetica</i>	1570	1575	15
<i>Carlina hispanica</i>	1600	1650	40
<i>Brachypodium retusum</i>	1630	1650	25
Suelo desnudo	1660	1670	0
<i>Staeheleina baetica</i>	1670	1690	35
<i>Halimium atripicifolium</i>	1670	1735	135
<i>Brachypodium retusum</i>	1700	1730	30
<i>Ulex baeticus</i>	1735	1780	55
<i>Linum narbonense</i>	1770	1800	50
<i>Brachypodium retusum</i>	1780	1810	50
<i>Staeheleina baetica</i>	1800	1810	30
<i>Ulex baeticus</i>	1805	1840	100
<i>Halimium atripicifolium</i>	1840	1940	120
<i>Staeheleina baetica</i>	1840	1870	60
<i>Ulex baeticus</i>	1870	1940	90
<i>Brachypodium retusum</i>	1940	1950	25
<i>Staeheleina baetica</i>	1930	1950	20
Suelo desnudo	1950	1990	0
<i>Galium boissieranum</i>	1990	1995	30
<i>Erica scoparia</i>	1990	2000	30

Transecto PA (en dirección vertical)	Inicio	Fin	Alt.
<i>Halimium atripicifolium</i>	0	15	25
Roca	15	90	0
<i>Halimium atripicifolium</i>	90	120	20
<i>Genista triacanthos</i>	120	170	35
<i>Cistus salviifolius</i>	145	155	25
<i>Lavandula stoechas</i>	175	180	20
Roca	180	181	0
<i>Fumana thymifolia</i>	181	182	10
<i>Erica scoparia</i>	182	240	80
<i>Staezelina baetica</i>	195	220	15
Roca	240	295	0
Suelo desnudo	295	305	0
Roca	305	315	0
<i>Ulex baeticus</i>	3315	365	55
<i>Cistus salviifolius</i>	365	370	20
Roca	365	400	0
<i>Erica scoparia</i>	400	475	100
<i>Brachypodium retusum</i>	410	430	20
<i>Asphodelus</i>	435	440	20
Roca	465	470	0
<i>Genista lanuginosa</i>	470	490	20
<i>Halimium atripicifolium</i>	480	535	40
<i>Genista lanuginosa</i>	535	580	30
Roca	580	630	0
<i>Genista lanuginosa</i>	630	660	25
<i>Staezelina baetica</i>	640	655	15
<i>Staezelina baetica</i>	655	670	10
<i>Ulex baeticus</i>	670	710	20
Suelo desnudo	710	728	0
Roca	728	760	0
<i>Asphodelus</i>	760	770	25
<i>Brachypodium retusum</i>	770	772	10
Roca	772	800	0
Suelo desnudo	800	822	0
Roca	822	855	0
Suelo desnudo	855	860	0
<i>Genista lanuginosa</i>	860	880	15
Suelo desnudo	880	890	0
<i>Carex distachya</i>	890	910	15
Roca	910	940	0
<i>Brachypodium retusum</i>	940	950	10
Roca	950	970	0
<i>Genista lanuginosa</i>	970	1005	25
<i>Ulex baeticus</i>	1005	1020	35
<i>Brachypodium retusum</i>	1020	1025	8
Roca	1025	1035	0
<i>Genista lanuginosa</i>	1035	1060	25
<i>Staezelina baetica</i>	1060	1075	20
<i>Ulex baeticus</i>	1075	1120	65
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	1065	1072	20
<i>Genista lanuginosa</i>	1120	1165	20
Suelo desnudo	1165	1180	0
<i>Carlina racemosa</i>	1180	1185	25
<i>Staezelina baetica</i>	1185	1190	25
<i>Genista lanuginosa</i>	1190	1193	20
Roca	1193	1210	0
<i>Erica scoparia</i>	1210	1290	90
<i>Staezelina baetica</i>	1220	1250	15
<i>Genista lanuginosa</i>	1250	1270	18
Suelo desnudo	1270	1281	0
<i>Halimium atripicifolium</i>	1281	1340	45
<i>Asphodelus</i>	1290	1340	50
<i>Ulex baeticus</i>	1340	1400	40
<i>Brachypodium retusum</i>	1360	1370	20
<i>Brachypodium retusum</i>	1382	1390	30
Roca	1400	1425	0
<i>Halimium atripicifolium</i>	1425	1463	25
Roca	1463	1486	0
Suelo desnudo	1486	1490	0
<i>Brachypodium retusum</i>	1490	1498	10
Suelo desnudo	1500	1505	0
<i>Brachypodium retusum</i>	1505	1520	15
Suelo desnudo	1520	1524	0
Roca	1524	1525	0
Suelo desnudo	1525	1538	0
<i>Brachypodium retusum</i>	1538	1541	10
Hojarasca	1541	1560	0
Roca	1560	1565	0
<i>Ulex baeticus</i>	1565	1576	20
<i>Carex distachya</i>	1576	1588	8
Suelo desnudo	1588	1600	0
Roca	1600	1616	0
<i>Asphodelus</i>	1616	1639	20
<i>Brachypodium retusum</i>	1620	1628	10
Suelo desnudo	1639	1650	0
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	1650	1659	10
<i>Cistus salviifolius</i>	1659	1690	35
<i>Brachypodium retusum</i>	1680	1690	10
<i>Genista lanuginosa</i>	1690	1700	20
<i>Staezelina baetica</i>	1700	1710	20
<i>Genista lanuginosa</i>	1710	1720	22
<i>Staezelina baetica</i>	1720	1725	20
<i>Ulex baeticus</i>	1725	1745	25
<i>Carlina racemosa</i>	1745	1752	25
Hojarasca	1750	1770	0
Suelo desnudo	1770	1775	0
<i>Staezelina baetica</i>	1775	1785	25
Hojarasca	1785	1793	0
<i>Erica scoparia</i>	1793	1810	80
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	1785	1795	10
<i>Halimium atripicifolium</i>	1820	1830	60
<i>Ulex baeticus</i>	1830	1870	50
<i>Staezelina baetica</i>	1870	1877	10
<i>Halimium atripicifolium</i>	1875	1900	45
<i>Ulex baeticus</i>	1900	2000	35
<i>Staezelina baetica</i>	1950	1965	25
<i>Staezelina baetica</i>	1985	1995	20

Transecto PA (en dirección horizontal)	Inicio	Fin	Alt.
<i>Halimium atripicifolium</i>	10	20	45
<i>Ulex baeticus</i>	20	40	30
<i>Genista triacanthos</i>	35	75	35
<i>Asphodelus albus</i>	75	100	70
Roca	100	105	0
<i>Ulex baeticus</i>	105	110	30
Suelo desnudo	110	120	0
<i>Genista lanuginosa</i>	120	140	25
Roca	140	205	0
<i>Halimium atripicifolium</i>	200	240	45
<i>Stachelina baetica</i>	230	235	15
<i>Ulex baeticus</i>	240	275	35
<i>Erica scoparia</i>	250	350	85
<i>Halimium atripicifolium</i>	350	380	30
<i>Ulex baeticus</i>	380	400	20
<i>Halimium atripicifolium</i>	385	395	25
<i>Stachelina baetica</i>	395	400	10
<i>Ulex baeticus</i>	400	435	30
<i>Genista hirsuta lanuginosa</i>	435	450	30
<i>Ulex baeticus</i>	445	510	40
<i>Brachypodium retusum</i>	480	490	35
Roca	510	520	0
<i>Halimium atripicifolium</i>	520	580	35
<i>Stachelina baetica</i>	580	610	20
<i>Erica scoparia</i>	610	690	70
<i>Stachelina baetica</i>	630	690	30
<i>Halimium atripicifolium</i>	690	715	25
<i>Stachelina baetica</i>	710	835	25
<i>Halimium atripicifolium</i>	730	740	35
<i>Fumana thymifolia</i>	740	745	5
Roca	755	760	0
<i>Stachelina baetica</i>	760	780	10
Hojarasca	780	795	0
Roca	795	820	0
<i>Stachelina baetica</i>	820	835	20
<i>Genista lanuginosa</i>	835	850	25
<i>Carlina</i>	850	865	20
<i>Genista lanuginosa</i>	865	880	35
<i>Stachelina baetica</i>	880	900	20
<i>Ulex baeticus</i>	900	910	20
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	910	915	20
<i>Ulex baeticus</i>	920	935	30
<i>Stachelina baetica</i>	915	920	15
<i>Halimium atripicifolium</i>	940	960	60
Suelo desnudo	960	1000	0
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	1000	1010	20
<i>Genista lanuginosa</i>	1010	1025	20
<i>Stachelina baetica</i>	1025	1040	35
<i>Ulex baeticus</i>	1035	1075	45
<i>Carex distachya</i>	1045	1080	10
Hojarasca	1080	1100	0
<i>Brachypodium retusum</i>	1100	1110	15
Roca	1110	1140	0
<i>Genista hirsuta lanuginosa</i>	1140	1160	30
Roca	1160	1190	0
<i>Asphodelus albus</i>	1190	1200	20
<i>Genista hirsuta lanuginosa</i>	1200	1215	30
Roca	1215	1255	0
<i>Thymus baeticus</i>	1255	1280	15
Roca	1280	1295	0
Suelo desnudo	1295	1310	0
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	1310	1315	20
<i>Ulex baeticus</i>	1320	1370	30
<i>Cistus salviifolius</i>	1325	1340	30
Roca	1370	1380	0
<i>Genista hirsuta lanuginosa</i>	1380	1400	15
Roca	1400	1465	0

<i>Halimium atripicifolium</i>	1465	1485	25
<i>Erica scoparia</i>	1485	1610	75
<i>Stachelina baetica</i>	1520	1560	20
<i>Stachelina baetica</i>	1600	1635	20
<i>Genista triacanthos</i>	1635	1650	40
<i>Halimium atripicifolium</i>	1650	1650	30
Roca	1650	1660	0
<i>Halimium atripicifolium</i>	1660	1680	0
Hojarasca	1680	1690	0
<i>Halimium atripicifolium</i>	1690	1700	35
Roca	1700	1725	0
<i>Stachelina baetica</i>	1725	1730	10
Hojarasca	1730	1740	0
<i>Ulex baeticus</i>	1740	1780	30
<i>Erica scoparia</i>	1770	1820	90
<i>Stachelina baetica</i>	1820	1850	20
Hojarasca	1850	1890	0
<i>Stachelina baetica</i>	1890	1910	20
<i>Cistus salviifolius</i>	1910	1925	30
Hojarasca	1925	1940	0
<i>Stachelina baetica</i>	1940	1955	20
Roca	1955	2000	0

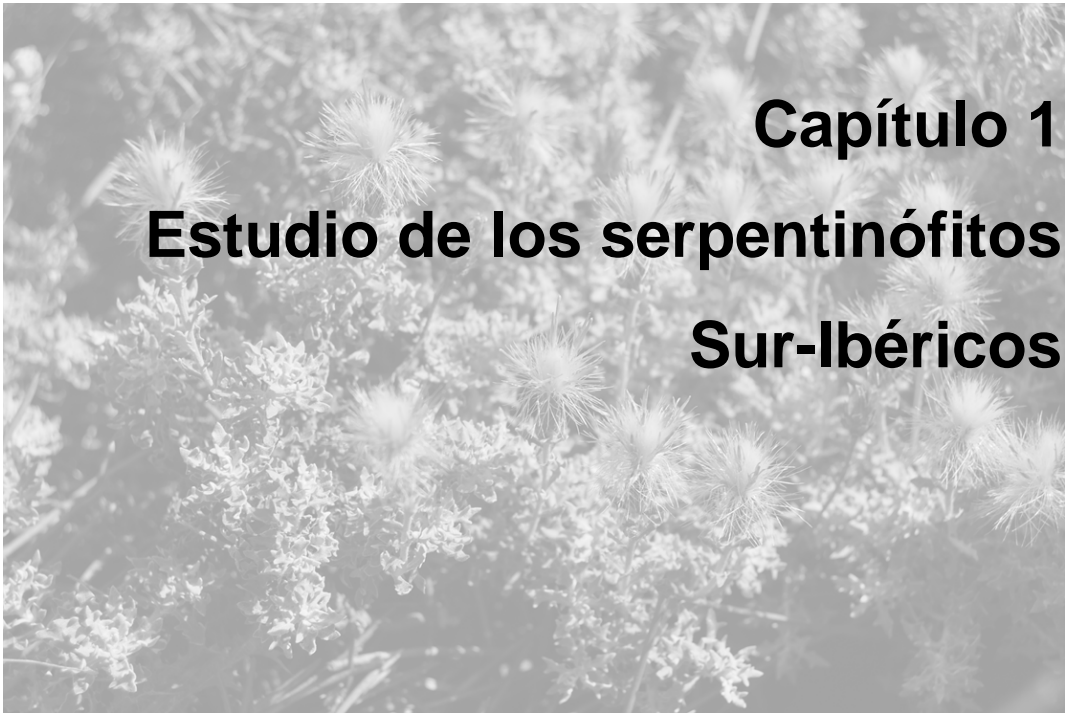
Apéndice VI.- Transectos e inventarios de forma comparativa.

Tabla 1. A. Inventario fitosociológico propio realizado en PB. B. Inventario fitosociológico tomado de SIVIM y modificado (se han eliminado las especies no bermejenses ni propias de matorral-pastizal) (Asensi, A.; Díez Garreta, B.; (1999) y Rivas Goday, S. & S. Rivas-Martínez (1969)). C. Cobertura de las especies basada en el transecto realizado en PB (40 m. lineales).

Taxones (PB)	A	B	C
<i>Halimium atriplicifolium</i>	50-75	75-100	18,18
<i>Erica scoparia</i>	10-25	10-25	2,10
<i>Brachypodium retusum</i>	25-50	75-100	19,58
<i>Ulex baeticus</i>	25-50	50-75	13,31
<i>Phlomis purpurea</i>	1-10	75-100	4,90
<i>Stachys baetica</i>	1-10	25-50	10,90
<i>Carex distachya</i>	1-10		1,40
<i>Cistus salvifolius</i>	1-10	25-50	2,80
<i>Elaeagnus asclepium</i>	1-10		1,40
<i>Digitalis obscura laciniata</i>	<1	75-100	0,70
<i>Linum narbonense</i>	<1		0,70
<i>Alyssum serpyllifolium</i>		75-100	
<i>Galium boissierianum</i>	<1	50-75	1,40
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	<1	10-25	3,50
<i>Genista lanuginosa</i>	<1	75-100	
<i>Teucrium reverchonii</i>	<1	10-25	
<i>Andryala integrifolia</i>		10-25	
<i>Arenaria capillipes</i>		25-50	
<i>Armeria colorata</i>		50-75	
<i>Asparagus horridus</i>		10-25	
<i>Bellis pappulosa</i>	<1		
<i>Bituminaria bituminosa</i>		25-50	
<i>Brachypodium distachya</i>		50-75	
<i>Briza maxima</i>		25-50	
<i>Centaurea erythraea</i>		50-75	
<i>Cistus albidus</i>		25-50	
<i>Cistus crispus</i>		10-25	
<i>Cistus ladanifer</i>		10-25	
<i>Cistus monspeliensis</i>		10-25	
<i>Carlina racemosa</i>			1,40
<i>Coris monspeliensis</i>		10-25	
<i>Daphne gnidium</i>	<1		
<i>Distichlis tenuifolium</i>		10-25	
<i>Fumana thymifolia</i>		50-75	
<i>Halimium umbellatum viscosum</i>		25-50	
<i>Helichrysum italicum serotinum</i>		10-25	
<i>Iberis fontqueri</i>		25-50	
<i>Lagurus ovatus</i>		10-25	
<i>Lavandula stoechas</i>		50-75	
<i>Linum catharticum</i>		10-25	
<i>Micromeria graeca</i>		50-75	
<i>Minuartia hybrida</i>		10-25	
<i>Pallenia spinosa</i>		10-25	
<i>Paronychia echinulata</i>		25-50	
<i>Petrorhagia prolifera</i>		25-50	
<i>Pinus pinaster</i>		50-75	
<i>Ptilostemon hispanicus</i>		25-50	
<i>Quercus coccifera</i>	<1		4,90
<i>Rumex scutatus induratus</i>		10-25	
<i>Sanguisorba verrucosa</i>	<1		0,70
<i>Scabiosa galianoides</i>		25-50	
<i>Scilla maritima</i>	<1		
<i>Scorzonera baetica</i>		25-50	
<i>Sedum sediforme</i>		10-25	
<i>Serratula baetica</i>		10-25	
<i>Sesamoides canescens</i>		25-50	
<i>Thymus baeticus</i>		10-25	
<i>Thymus mastichina</i>		25-50	
<i>Trifolium stellatum</i>		10-25	
<i>Ruprechtia rigidum</i>			0,70

Tabla 2. A. Inventario fitosociológico propio realizado en PA. B. Inventario fitosociológico tomado de SIVIM (Asensi & Díez (1988). C. Cobertura de las especies basada en el transecto realizado en PA (40 m lineales).

Taxones (PA)	A	B	C
<i>Cistus populifolius</i>	1-10	75-100	
<i>Halimium atriplicifolium</i>	25-50	75-100	9,64
<i>Genista triacanthos</i>	1-10	25-50	1,52
<i>Ulex baeticus</i>	10-25	75-100	10,15
<i>Staeheleinabaetica</i>	10-25	10-25	14,21
<i>Alyssum serpyllifolium malacitanum</i>	<1	25-50	
<i>Genista hirsuta lanuginosa</i>	10-25	50-75	9,64
<i>Cistus salviifolius</i>	<1	1-10	2,54
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	1-10	75-100	3,04
<i>Erica scoparia</i>	1-10	75-100	4,06
<i>Thymus baeticus</i>	<1		0,51
<i>Brachypodium retusum</i>	10-25	75-100	6,60
<i>Carlina hispanica</i>	<1		2,03
<i>Sesamoides canescens</i>	r		
<i>Aphyllantes monspeliensis</i>	r		
<i>Asphodelus albus</i>	r		3,05
<i>Linum carratricense</i>	<1		
<i>Anthyllis vulneraria</i>	r		
<i>Coris monspeliensis</i>	r		
<i>Scorzonera betica</i>		75-100	
<i>Galium boissierianum</i>		25-50	
<i>Lavandula stoechas</i>		75-100	0,51
<i>Arrhenatherum elatius</i>		75-100	
<i>Polygala baetica</i>		75-100	
<i>Daphne gnidium</i>		50-75	
<i>Arenaria montana montana</i>		50-75	
<i>Linum narbonense</i>		25-50	
<i>Centaurea haenseleri</i>		25-50	
<i>Sanguisorba minor</i>		10-25	
<i>Melica minuta</i>		10-25	
<i>Centaurium erythraea</i>		10-25	
<i>Pteridium aquilinum</i>		10-25	
<i>Phlomis purpurea</i>		10-25	
<i>Centaurea lainzii</i>		10-25	
<i>Dactylis glomerata hispanica</i>		10-25	
<i>Bupleurum rigidum</i>		10-25	
<i>Thapsia villosa</i>		10-25	
<i>Distichoselinum tenuifolium</i>		10-25	
<i>Avenula marginata</i>		10-25	
<i>Calluna vulgaris</i>		1-10	
<i>Thymelaea argentata</i>		1-10	
<i>Coris monspeliensis</i>		1-10	
<i>Tuberaria lignosa</i>		1-10	
<i>Carex halleriana</i>		1-10	
<i>Anarrhinum bellidifolium</i>		1-10	
<i>Carex distachya</i>			1,52
<i>Fumana thymifolia</i>			1,02



Capítulo 1

Estudio de los serpentinófitos

Sur-Ibéricos

Capítulo 1

Estudio de los serpentinófitos Sur-Ibéricos

1. Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin.

Artículo publicado en la Revista Anales del Jardín Botánico de Madrid 70 (1): 62-71,
enero-junio 2013. ISSN: 0211-1322. doi: 10.3989/ajbm. 2334

Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin

Andrés V. Pérez-Latorre, Noelia Hidalgo-Triana* & Baltasar Cabezudo

Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Universidad de Málaga, P. O. Box 59, E-29080 Málaga, Spain
avperez@uma.es; nhidalgo@uma.es; bcabezudo@uma.es

Abstract

Pérez-Latorre, A.V., Hidalgo-Triana, N. & Cabezudo, B. 2013. Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin. *Anales Jard. Bot. Madrid* 70(1): 62-71.

Peridotite outcrops have special lithological (serpentine) and soil characteristics; they also support a unique flora and vegetation "that clearly differ from that of other soil types. One of the most important peridotite outcrops in the Western Mediterranean Basin is located in Sierra Bermeja (Andalusia, Spain). The establishment of a complete ecological-floristic checklist of serpentinophytes in this area, and a comparison with other serpentine-endemic floras in the Mediterranean Basin, is essential for the assessment, management and conservation of these special areas. The recognition of serpentinophytes was made following six criteria used for floras inhabiting special substrata. The list of species exclusively or partially found on peridotite comprises 27 taxa with a variable degree of serpentinophily: obligate serpentinophytes (obligate endemics), preferential serpentinophytes (populations located mainly on serpentine) and subserpentinophytes (with some populations located on magnesium-rich substrata). As observed in other Mediterranean outcrops, the number of obligate serpentinophytes increases with the area of the outcrop, and the genera *Alyssum*, *Arenaria*, *Armeria*, *Centaurea* and *Silene* were the most frequent. Most of the studied serpentinophytes, except for a few xerothermophilous taxa, present a wide bioclimatic (altitudinal) range and grow in shrublands and pastures in rocky places with shallow soils. As many as 56% of the serpentinophytes are threatened and, among obligate serpentinophytes, 45% are categorized as critically endangered or endangered, emphasizing the need for urgent conservation measures on the species and their habitats. Based on this checklist, more detailed studies may focus on serpentinophytes for their particular physiology, adaptive traits, functional types, phenology and applications.

Keywords: serpentinophytes, peridotite rocks, conservation, ecology, Mediterranean flora, management.

Resumen

Pérez-Latorre, A.V., Hidalgo-Triana, N. & Cabezudo, B. 2013. Composición, ecología y conservación de la flora serpentinofítica suribérica en el contexto de la cuenca mediterránea. *Anales Jard. Bot. Madrid* 70(1): 62-71 (en inglés).

Las peridotitas muestran especiales características litológicas (serpentininas) y edáficas, lo que condiciona una flora y vegetación original y distinta de los alrededores. Uno de los afloramientos más importantes de la cuenca mediterránea occidental está representado por Sierra Bermeja (Andalucía, España). Es esencial establecer un catálogo florístico-ecológico completo de serpentinófitos y compararlo con otros catálogos de endemismos serpentinícolas en el Mediterráneo, para la ordenación, gestión y conservación en estas áreas particulares. La selección de serpentinófitos se realizó siguiendo seis de los criterios utilizados para floras que habitan sustratos especiales. La lista de especies ligadas total o parcialmente a las peridotitas incluye 27 taxones, con un grado variable de serpentinofilia: serpentinófitos estrictos (endemismos obligados), serpentinófitos preferentes (con poblaciones mayoritariamente sobre peridotitas) y subserpentinófitos (con algunas poblaciones localizadas en sustratos ricos en magnesio). Como se observa en otros afloramientos del Mediterráneo, el número de serpentinófitos estrictos aumenta con el área del afloramiento y los géneros *Alyssum*, *Arenaria*, *Armeria*, *Centaurea* y *Silene* son los más comunes. La mayoría de serpentinófitos presentan un amplio rango bioclimático altitudinal, excepto algunos xerotermófilos, y casi todos crecen en matorrales y pastizales en lugares rocosos con litosuelos. Un 56% de los serpentinófitos están amenazados y, entre los serpentinófitos estrictos, un 45% están catalogados en peligro crítico o en peligro, subrayando la urgente aplicación de medidas sobre las especies y sus hábitats. Tomando este listado de serpentinófitos como base, debe profundizarse en estudios sobre su fisiología especial, síndromes, tipos funcionales, fenología y aplicaciones.

Palabras clave: serpentinófitos, peridotitas, conservación, ecología, flora mediterránea, manejo.

INTRODUCTION

Peridotites are recognized as one of the most peculiar rock types on Earth, both for their plutonic igneous origin and chemical composition (Roberts & Proctor, 1992). Serpentine soils originate from this type of rock, and are well known for their physical and chemical anomalies that present a hostile environment for plants (Brooks, 1987). Anomalies such as high Fe and Mg contents, a low Ca content, a deficiency of nutrients (N, P, K), infertility, toxic concentrations of heavy metals (Cr, Ni, Co, Va), very slow soil development and high xerothermicity characterize these soils (Whittaker, 1954; López González, 1975; Brooks, 1987). Such characteristics make serpentine habitats highly selective for plants and relatively few species, called serpentinophytes or serpentinophilous, are adapted to grow on such a substrate (Rune, 1953; Jeffrey, 1987; Selvi, 2007). Following Kruckeberg (2002), serpentinophytes can be divided into three categories: a) endemic taxa, linked exclusively to peridotites, b) preferential taxa, whose distribution is mainly associated with peridotite but occasionally found on other substrata and c) taxa living on a variety of substrata but also on peridotite (bodenvag taxa).

Obligate serpentinophytes may have a particular metabolism for avoiding the toxic effect of heavy metals (Roberts & Proctor, 1992; Brady & al., 2005). Moreover, some facultative species show a serpentine-morph syndrome, e.g. a complex of morpho-functional adaptations that distinguish the serpentine populations from those living on other substrates (stenophyllous, glabrous, glaucous, macro-rooted plants, plagiotropism and nanism) (Pichi-Semmolli, 1948). The high concentrations of magnesium in serpentine soils allow the presence of a magnesicolous flora that develops equally on serpentine and dolomite rocks (Rivas Goday, 1974; Mota & al., 2008). Studies on species adapted to this type of serpentine

* Corresponding author.

ecosystem are considered of great interest for the restoration of contaminated soils, the mining of heavy metals, the study of the evolution in extreme habitats, and in conservation biology surveys (Brady & al., 2005).

The most important area for obligate serpentinophytes in Europe (with 123 taxa) is situated in the Balkans (Stevanovic & al., 2003). The westernmost peridotite outcrops in the Mediterranean Basin are situated in the south of the Iberian Peninsula (Andalusia) where they cover a total area of 430 km² (IGME, 1970 and 1981), with an altitudinal range from 100 to 1500 m occupying three bioclimatic belts (Pérez Latorre & al., 1998). South-Iberian peridotites have frequently been converted into serpentines by hydrolysis (Yusta & al., 1985).

The flora and plant communities of Andalusian peridotites have been studied by several authors, including Rivas Goday (1974), López González (1975) and Rivas Goday & López González (1979). Some species are hyper-accumulators of Ni (Rufo & al., 2004; Díez-Garretas & al., 2009) and others show the serpentine-morph syndrome characters described above (López González, 1975; Alados & al., 1999). Climax forest vegetation in these habitats is characterized by pine (*Pinus pinaster* Aiton) and fir forest (*Abies pinsapo* Clemente ex Boiss.) but they are frequently substituted by shrublands because of frequent fires (Cabezudo & al., 1989; López González, 1975; Pérez Latorre & al., 1998). Most south-Iberian serpentinophytes and the plant communities where they live are included in the 92/43EU "Habitats" Directive; some of them are also threatened and/or protected. Some of the peridotite outcrops are listed as LIC (Important Areas for European Conservation) and/or regional protected areas (Natural Park, Natural Site) and they are considered as Mediterranean phylogeographic refuges and "hot-spots" for Mediterranean plant diversity (e.g. part of the Serranía de Ronda refugia; Médail & Diadema, 2009). They are also considered important areas (exceptional category) for threatened Spanish flora (Bañares & al., 2003). Moreover, peridotite outcrops have a great importance in the phytogeographical scheme of the Iberian Peninsula as they are given the category of sector (Bermejense sector) within the Bética province (Western Mediterranean region) (Nieto & al., 1991). In an attempt to broaden our knowledge of peridotite plant biology and distribution, the main aims of this work were to: 1, provide a checklist of the serpentinophytes of the southern Iberian Peninsula; 2, study serpentinophytes as a group in terms of life form, systematic spectrum (families), ecology, phytosociology and threat level; and 3, compare the group of south-Iberian serpentinophytes with other Mediterranean serpentine floras and the flora living on other closely related rocks such as dolomites.

MATERIAL AND METHODS

Study area

The main peridotite outcrops in the south of the Iberian Peninsula (Fig. 1) are located in the province of Malaga (Ronda Mountain Range; Fig. 2). The mineralogical composition is characterized by harzburgite, ilmenite, piroxene and serpentine. They can be grouped them into four geographical units (Fig. 2): 1, Sierra Bermeja: the most important outcrop, covering 319 km² with an altitude range of between 50 and

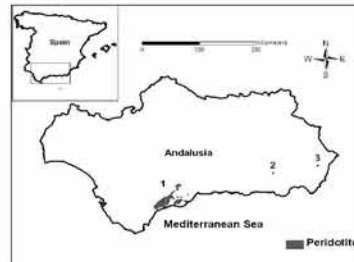


Fig. 1. Peridotite outcrops in Southern Iberian Peninsula (Andalusia, Spain): 1, Ronda Mountain ranges (Malaga); 2, Sierra Nevada (Almeria); 3, Lubrín (Almeria). Serpentinophytes are restricted to the outcrops of Malaga.

1500 m. 2, Sierra Alpujata: 71 km² with an altitude range of between 140 and 1050 m. 3, Sierra de Aguas: 36 km² and lying between 200 and 950 m. 4, Sierras del Guadalhorce: small and isolated outcrops with a total area of 6 km² and altitude range between 100 and 400 m.

Serpentinophytes checklist

The list of species to be included as serpentinophytes has been created based in several sources. We follow the criteria used by Mota & al. (2008, 2011) to select taxa associated with special substrata, among them, six were applied to establish the serpentinophyte checklist. These criteria were as follows. 1, inductive: species observed on serpentine by our group since 1989 (Cabezudo & al., 1989). 2, expertise: data taken from authors in the specialized literature and our own data that link taxa to serpentine. 3, bibliographical: individual taxa classified as serpentinophytes in the literature. 4, syntaxonomic: presence or absence of serpentinophytes in relevés and in syntaxa detected by others, such as *Staebeleo-Ulction baetici*, which are linked exclusively to serpentine. In addition, the 5



Fig. 2. Location and area of the peridotite outcrops in Malaga: a, Bermeja, 319 km²; b, Aguas, 35 km²; c, Alpujata, 71 km²; d, Guadalhorce, 6 km².

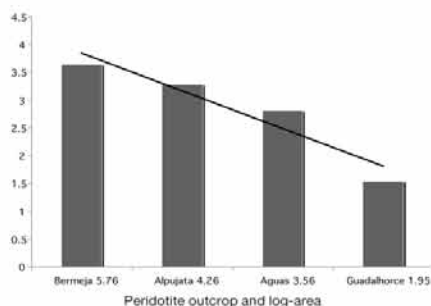


Fig. 3. Serpentinophyte richness correlated with the log-adjusted area of each peridotite outcrop (linear adjust $R^2 = 0.9087$).

and 6 criteria (bio-indicator and edaphic) were used to propose three types of serpentinophytes depending whether some populations of the species may grow on other substrates.

First, a bibliographical search for species cited as possible serpentinophytes was made (Rivas Goday, 1974; López González, 1975; Rivas Goday & López González, 1979; Castroviejo & al., 1986-2011; Blanca & al., 2011) and completed with chorological data obtained from GBIF (Global Biodiversity Information Facility in Spain) in 2011. To complete the data, a series of surveys in the peridotites of Malaga and Almeria (Fig. 1) were made (years 2009 to 2011), recording floristic (plant collecting), phenological, phytosociological (vegetation relevés), chorological (patterns of local distribution of populations) and ecological (habitat, altitude range, bioclimatic belt and rainfall range -ombrotype- Rivas Martínez, 2011) data. All the collected specimens were deposited in the University of Malaga Herbarium (MGC). Taking into account all the distributional data collected, the percentage of populations for each serpentinophyte known to grow on peridotites was estimated. This estimation was based on the number of geographically and/or ecologically separate localities for each population. Three categories of serpentinophily were described that were adapted from other categories used for plants living on soils such as dolomite and gypsum (Jeffrey, 1987; Mota & al., 2008, 2011) and depended on the ecological and chorological affinity for peridotite and serpentine substrata. 1, obligate serpentinophytes: taxa linked exclusively to peridotite. 2, preferential serpentinophytes: at least 90% of populations linked to peridotites. 3, subserpentinophytes: at least 66% of populations linked to peridotites. We also considered some other species with a number of populations growing on peridotite, which may be regarded as subserpentinophytes following more exhaustive studies.

Data provided about serpentinophytes

The following data are provided for each taxon: scientific name, growth-form (Orshan, 1986), habitat, bioclimatic belt,

altitude range, ombrotype, phytosociology, global and local distribution in the four geographic units described above, flowering/sporulation season (Roman numbers) and threat category (IUCN). Ecological data were mostly taken from Bañares & al. (2003) and Blanca & al. (1999-2000, 2011), with some data collected *in situ* as stated above. For the phytosociological nomenclature and syntaxonomy Pérez Latorre & al. (1998), Rivas Martínez & al. (2002) and Rivas Martínez (2011) were consulted and some vegetation inventories were made. Threat categories were taken from Andalusian (Blanca & al., 1999, 2000; Cabezero & al., 2005), Spanish (Moreno, 2008) and European (Bilz & al., 2011) red lists and conservation legislation. Serpentinophyte richness per outcrop (Fig. 3) was calculated as a function of a logarithm-adjusted area (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007; Pérez-García & al., 2012). The botanical nomenclature follows Flora de Andalucía Oriental (Blanca & al., 2011) unless otherwise indicated.

RESULTS

Obligate serpentinophytes (Table1)

Allium rouyi Gaut.

Geophyte with bulb. Lithosols. Thermomediterranean (150-700 m). Subhumid-humid. Open shrublands, pastures and rocks (*Staebelin-Ulicion baetici*, *Andryalo-Crambion filiformis* and *Phlomid-Brachypodietum retusi*). Local endemism. Bermeja and Alpujata. VI-VII. CR (Spanish and Andalusian red lists), EN (Andalusian legislation) and LC (European red list). The taxonomic status and restricted distribution follow Cabezero & al. (1992) and Pastor & al. (1995).

Alyssum serpyllifolium Desf. subsp. malacitanum Rivas Goday.

Chamaephyte / Hemicryptophyte multi-shooted. Slopes and rocky places. Thermo-meso-supramediterranean (50-1300 m). Dry-subhumid-humid. Scrublands and perennial pastures (*Staebelin-Ulicion baetici*, *Andryalo-Crambion filiformis*). Local endemism. Bermeja, Alpujata, Aguas and Guadalupe. II-VI (VII). LC (Blanca & al., 2011). This taxon should be considered as an amphiphyte (Orshan, 1986) as it presents two types of renewal buds. It has been reported as a nickel hyperaccumulator (Rufo & al., 2004; Díez-Garretas & al., 2009). Individuals with intermediate characters to those of subsp. *serpyllifolium* may be found in the proximity of serpentines on limestone and dolomitic sandstones (Blanca & al., 2011).

Arenaria capillipes Boiss.

Therophyte. Lithosols. Meso-supramediterranean (800-1500 m). Subhumid-humid-hyperhumid. Ephemeral pastures (*Arenaria capillipes-Iberidetum fontqueri*). Local endemism. Bermeja. IV-VI. NT (Spanish and Andalusian red lists), VU (Andalusian legislation).

Armeria colorata Pau (Fig. 4d)

Chamaephyte with rosettes. Screes, crevices and rocky

Table 1. Presence and percentage above the total of obligate serpentinophytes in each peridotite outcrop in the south of the Iberian Peninsula. The relative frequency of obligate serpentinophytes in each outcrop follows the categories in Blanca & al. (2011) adapted to the study area (rr, very rare; ra, rare; oc, occasional; fr, frequent)

Taxon / Outcrop	Bermeja	Alpujata	Aguas	Guadalupe
<i>Allium rouyi</i>	rr	rr	—	—
<i>Alyssum serpyllifolium</i> subsp. <i>malacitanum</i>	fr	fr	fr	oc
<i>Arenaria capillipes</i>	ra	—	—	—
<i>Armeria colorata</i>	rr	rr	—	—
<i>Armeria villosa</i> subsp. <i>carratracensis</i>	rr	rr	ra	—
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i> var. <i>corunense</i>	ra	—	—	—
<i>Bupleurum acutifolium</i>	ra	—	—	ra
<i>Centaurea carratracensis</i>	—	—	oc	—
<i>Centaurea haenseleri</i>	ra	—	—	—
<i>Centaurea lainzii</i>	rr	—	—	—
<i>Cephalaria baetica</i>	oc	ra	—	—
<i>Euphorbia flavicoma</i> subsp. <i>giselae</i>	rr	—	—	—
<i>Iberis fontqueri</i>	oc	oc	ra	—
<i>Klasea baetica</i>	rr	ra	rr	—
<i>Linum suffruticosum</i> var. <i>carratracensis</i>	oc	oc	oc	—
<i>Notholaena marantae</i> subsp. <i>marantae</i>	ra	ra	ra	—
<i>Poa officinale</i> subsp. <i>brachyrradialis</i>	rr	—	—	—
<i>Saxifraga gemmulosa</i>	ra	rr	rr	—
<i>Silene fernandezii</i>	ra	rr	—	—
<i>Silene inaperta</i> subsp. <i>serpentinicola</i>	rr	rr	—	rr
<i>Stachys baetica</i>	fr	fr	oc	—
<i>Toucoum reverchonii</i>	oc	oc	oc	—
Obligate serpentinophytes per outcrop	21	14	10	3
Obligate serpentinophytes per outcrop (%)	95	64	46	14
Outcrop area (km²)	319	71	36	6

places on lithosols. Meso-supramediterranean (650-1500 m). Humid-hyperhumid. Perennial pastures and open scrublands (*Andryalo-Crambion filiformis*, *Stachelino-Ulicion baetica*). Local endemism. Bermeja and Alpujata. V-VII. EN (Spanish red list and Andalusian red list and legislation).

***Armeria villosa* Girard subsp. *carratracensis* (Bernis) Nieto Fel.**

Chamaephyte with rosettes. Crevices, cliffs and slopes. Thermo-mesomediterranean (650-1300 m). Subhumid-humid. Perennial pastures and open scrublands (*Andryalo-Crambion filiformis*, *Stachelino-Ulicion baetica*). Local endemism. Bermeja, Alpujata and Aguas. V-VII. EN (Spanish red list and Andalusian red list and legislation). A molecular, morphometric and experimental study established that this subspecies is hybrid taxon produced by the hybridization between the previous species and *A. villosa* subsp. *longiaristata* (Nieto Feliner & al., 2002).

***Asplenium adiantum-nigrum* L., var. *corunense* H. Christ**

Hemicryptophyte with rosettes. Shaded and wet rock fissures. Meso-supramediterranean (1060-1410 m). Humid-hyperhumid. Umbrophilic rupicolous vegetation. (*Asplenio-corunensis-Saxifragetum gemmulosae*). Pen. Ibérica e Italia. Bermeja. (IV) V-X (XI). LC (Blanca & al., 2011). The taxonomic status given by Nogueira and Ormonde (1986) is adopted for this fern. In other florae, e.g. N Italy, this fern is considered as a preferential serpentinophyte (Selvi, 2007).

***Bupleurum acutifolium* Boiss.**

Herbaceous chamaephyte. Rocky slopes and lithosols. Thermo-mesomediterranean (150-1200 m). Subhumid-humid. Shrublands (*Stachelino-Ulicion baetica*). Local endemism. Bermeja and Guadalupe. VI-IX. VU (Spanish and Andalusian red lists).

***Centaurea carratracensis* Lange (Fig. 4c)**

Erect hemicryptophyte. Lithosols and slopes. Thermo-mesomediterranean (300-950 m). Dry-subhumid. Shrublands, scrublands and slopes vegetation. (*Stachelino-Ulicion baetica*, *Andryalo-Crambion filiformis*). Local endemism. Aguas. (IV) V-VII. EN (Spanish and Andalusian red lists).

***Centaurea haenseleri* Boiss. & Reut.**

Hemicryptophyte with rosettes. Lithosols and rock fissures. Meso-supramediterranean (700-1500 m). Subhumid-humid-hyperhumid. Rupicolous vegetation (*Andryalo-Crambion filiformis*). Local endemism. Bermeja. V-VII. EN (Spanish and Andalusian red lists).

***Centaurea lainzii* Fern. Casas**

Scapiform hemicryptophyte. Slopes and stony areas. Thermo-mesomediterranean (300-1100 m). Humid. Perennial pastures and shrublands (*Andryalo-Crambion filiformis*, *Stachelino-Ulicion baetica*). Local endemism. Bermeja. V-VII. CR (Spanish and Andalusian red lists).

Cephalaria baetica Boiss.

Chamaephyte (scrub). Slopes and stony areas. Thermo-mesomediterranean (400-1100 m). Subhumid-humid-hyperhumid. Shrublands. (*Andryalo-Crambion filiformis*). Local endemism. Bermeja. VII-VIII (XI). NT (Spanish red list), EN (Andalusian red list).

Euphorbia flavicoma DC. subsp. **giselae** Simon Pall.

Chamaephyte. Lithosols. Thermo-mesomediterranean (500-1200 m). Humid-hyperhumid. Open forests (*Pino pinastri-Quercetum cocciferae*, *Bunio macucae-Abietetum pinsapo*). Local endemism. Bermeja. IV-VII. NT (Blanca & al., 2011). The scarce populations in the Sierra Bermeja should be considered as an independent endemic taxon as they show some differences from the French populations (hair density and length; Simon Pallisé, 1997). Other differential characters that we observed are related to leaf size and margin.

Iberis fontqueri Pau

Fasciculate therophyte. Slopes, stony places and lithosols. Thermo-mesomediterranean (200-1100 m). Subhumid-humid. Ephemeral pastures. (*Arenario-capillipedis-Iberidetum fontqueri*). Local endemism. Bermeja, Alpujata and Aguas. III-VI. VU (Spanish and Andalusian red lists).

Klasca baetica (Boiss.) Holub

Scapiform hemicryptophyte. Stony soils. Thermo-meso-supramediterranean (300-1400 m). Subhumid-humid-hyperhumid. Shrublands (*Staebelino-Ulicion baetici*). Local endemism. Bermeja and Aguas. IV-VI. EN (Spanish and Andalusian red lists). Blanca & al. (2011) mention this taxon as a Betic-Rifean species. However, we were unable to find any record for the Rif mountains (Morocco) and it is absent from the "Checklist of Vascular Plants of Northern Morocco" (Valdés & al., 2002).

Linum suffruticosum L. var. **carratracensis** (Rivas Goday & Rivas Mart.) G. López

Chamaephyte (scrub). Stony slopes. Thermo-mesomediterranean (340-1200 m). Subhumid-humid. Shrublands and perennial pastures. (*Staebelino-Ulicion baetici*, *Andryalo-Crambion filiformis*). Local endemism. Bermeja, Alpujata and Aguas. V-VII. LC (Blanca & al., 2011).

Notholaena marantae (L.) Desv. subsp. **marantae** (Fig. 4a)

Hemicryptophyte with rosettes. Rock fissures and stony slopes. Thermomediterranean (350-700 m). Subhumid-humid. Rupicolous perennial pastures. (*Notholaena marantae-Cheilanthes guanchicae*). Circum-Mediterranean, East Africa and Himalaya. Bermeja, Alpujata and Aguas. (II-VI). LC (Blanca & al., 2011). In the north Italian flora it is considered as a preferential serpentinophyte (Selvi, 2007).

Peucedanum officinale L. subsp. **brachyradium** García Martín & Silvestre

Erect hemicryptophyte. Slopes. Thermomediterranean

(800-900 m). Humid. Pine woods and kerm-oak shrublands (*Pino pinastri-Quercetum cocciferae*). Local endemism. Bermeja. IX-X. CR (Spanish and Andalusian red lists).

Saxifraga gemmulosa Boiss.

Cushion hemicryptophyte. Fissures of rocky shaded places and slopes. Thermo-meso-supramediterranean (560-1410 m). Subhumid-humid-hyperhumid. Umbrophilic rupicolous vegetation (*Asplenio corunnensis-Saxifragetum gemmulosae*, *Selaginello denticulatae-Saxifragetum gemmulosae*). Local endemism. Bermeja, Alpujata and Aguas. IV-VI. VU (Spanish and Andalusian red lists). It has been described as a nickel hyper-accumulator (Rufo & al., 2004; Díez-Garretas & al., 2009).

Silene inaperta L. subsp. **serpentinicola** Talavera

Erect therophyte. Stony slopes and lithosols. Thermo-mesomediterranean (200-1000 m). Dry-subhumid-humid. Ephemeral pastures. (*Omphalodion commutatae*). Local endemism. Bermeja, Alpujata and Guadalhorce. V-VII. EN (Spanish and Andalusian red lists).

Silene fernandezii Jeanmonod

Herbaceous chamaephyte. Slopes, rock fissures and stony ground. Thermo-meso-supramediterranean (600-1500 m). Subhumid-humid-hyperhumid. Rupicolous vegetation. (*Andryalo-Crambion filiformis*). Local endemism. Bermeja and Alpujata. V-VI (VII). EN (Spanish and Andalusian red lists; Andalusian legislation).

Stachelina baetica DC. (Fig. 4b)

Chamaephyte (scrub-like to cushioned). Stony slopes and lithosols. Thermo-meso-supramediterranean (300-1400 m). Subhumid-humid-hyperhumid. Shrublands. (*Staebelino-Ulicion baetici*). Local endemism. Bermeja, Alpujata and Aguas. V-VII. LC (Blanca & al., 2011).

Teucrium reverchonii Willk.

Chamaephyte. Stony slopes and lithosols. Thermo-mesomediterranean (300-1200 m). Dry-subhumid. Shrublands. (*Staebelino-Ulicion baetici*). Local endemism. Bermeja, Alpujata and Aguas. V-VI (VII). NT (Blanca & al., 2011).

Preferential serpentinophytes

Galium boissieranum (Steud.) Ehrend. & Krendl

Herbaceous chamaephyte. Stony slopes. Thermo-meso-supramediterranean (300-1500 m). Subhumid-humid. Shrublands (*Staebelino-Ulicion baetici*). Local endemism. Bermeja, Alpujata and Aguas. (IV) V-VII (IX). VU (Spanish and Andalusian red lists). About 90% of its populations grow on peridotites and the rest on dolomites, as occurs in Sierra Blanca de Ojen (Málaga) and Sierra de Grazalema (Cádiz).

Galium viridiflorum Boiss. & Reut. (Fig. 4c)

Scandent chamaephyte. Streams and wet soils. Thermo-mesomediterranean (100-1200 m). Subhumid-humid. Wet



Fig. 4. Some selected South-Iberian serpentinophytes. Obligate serpentinophytes: **a**, *Notholaena marantae* (Sinopteridaceae); **b**, *Staezelia baetica* (Asteraceae); **c**, *Centaurea caratracensis* (Asteraceae); **d**, *Armeria colorata* (Plumbaginaceae). Preferential serpentinophytes: **e**, *Galium viridiflorum* (Rubiaceae). Subserpentinophytes: **f**, *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* (Fabaceae). (Photographs: a, d, f, A.V. Pérez-Latorre; b, c, M. Becerra; e, F. Casimiro-Soriguer).

grasslands, hydrophilic vegetation and riverine forests. (*Galio viridiflori*-*Schoenetum nigricantis*, *Molinio-Ericetum erigenae*, *Erico-Nerietum oleandri*, *Erico-Salicetum pedicellatae*). Local endemism. Bermeja, Alpujata and Aguas. V-VII (VIII). VU (Spanish and Andalusian red lists and Andalusian legisla-

tion), special protection status (Spanish legislation), EN (European red list). It is the only serpentinophyte of our list included in Annex II of the "Habitats" Directive 92/43/EU. There are scarce populations in Tejeda-Almijara ranges (Málaga-Granada) on dolomitic soils.

Subserpentinophytes

Arenaria retusa Boiss.

Erect therophyte. Stony slopes and lithosols. Thermo-mesomediterranean (150-1000 m). Subhumid-humid. Ephemeral pastures. (*Omphalodion commutatae*). Local endemism. Bermeja, Alpujata and Aguas. III-VI. LC (Blanca & al., 2011). Some populations inhabit dolomites in the north of Ronda and Grazalema mountain ranges (Malaga and Cadiz provinces) and calcareous sandstones in the north of Malaga province.

Genista hirsuta Vahl subsp. *lanuginosa* (Spach) Nyman (Fig. 4f)

Cushion chamaephyte / nanophanerophyte (shrub). Slopes and lithosols. Thermo-mesomediterranean (50-1300 m). Subhumid, humid, hyperhumid. Shrublands (*Staebeleo-Ulicion baetici*). Bermeja, Alpujata and Aguas. III-VI (VII). LC (Blanca & al., 2011). Some populations inhabit micaceous and gneiss in Ronda mountain range (Malaga province), Chipiona (Cadiz province) and Xauen (Rif, north Morocco). We agree with Talavera (1999) with regard to the differential characters of the serpentinicolous populations, to which we add a reduced number of leaves and distance between thorns, and denser pubescence. These populations should be included in the obligate serpentinophyte group if assigned a taxonomic status.

Senecio eriopus Willk. subsp. *eriopus*

Hemicryptophyte with rosettes. Stony slopes. Thermo-mesomediterranean (500-1300 m). Subhumid-humid-hyperhumid. Shrublands (*Staebeleo-Ulicion baetici*). Local endemism. Bermeja and Alpujata. V-VI. NT (Blanca & al., 2011). It also grows on dolomites, sandstones and marbles in Ronda and Grazalema mountain ranges (Malaga and Cadiz provinces) and in the Alpujarras region (Granada province).

Other important species

Digitalis obscura L. subsp. *laciniata* (Lindl.) Maire grows mainly on peridotites and secondarily on dolomites and sandstones in Andalusia and Morocco. *Elaeoelimum asclepium* (L.) Bertol. subsp. *millefolium* (Boiss.) García Martín and Silvestre is endemic to the south of the Iberian Peninsula, where it mainly inhabits peridotites, although it can also be found on sandstones and dolomites. Both taxa nearly reach the limit percentage for serpentine populations to be considered as subserpentinophytes. *Avenula gervaisii* Holub subsp. *gervaisii* and *Scorzonera baetica* (Boiss.) Boiss. have approximately 50% of the populations growing on serpentines.

Bupleurum foliosum Salzm. ex DC., *Polygala baetica* Willk., *Rubia agostinboi* Dans. & P. Silva, *Festuca lasto* Boiss. and *Silene scabriflora* Brot. subsp. *tuberculata* (Ball) Talavera are very restricted species that only inhabit the Strait of Gibraltar phytogeographical area (south-western Andalusia and northern Morocco) on sandstones and siliceous soils. Some populations reach Sierra Bermeja peridotites and so a biogeographical connection may be supposed.

Halimium atriplicifolium (Lam.) Spach. subsp. *serpentinicola* Rivas Goday and Rivas-Martínez does not show any differences from *H. atriplicifolium* subsp. *atriplicifolium* (Nogueira & al., 1993; Morales Torres, 2009). Most of its populations could be considered as magnesicolous (peridotites and dolomites).

DISCUSSION

Except for *Asplenium adiantum-nigrum* var. *corunnense* and *Notobolaena marantae*, the south Iberian serpentinophytes are considered as Mediterranean floristic elements (Blanca & al., 2011), showing eco-morphological and functional adaptations to the characteristic dry period of the Mediterranean climate (Orshan, 1986). Xeromorphic adaptations and a predominantly spring flowering season (Pérez-Latorre & Cabezo, 2002) are regarded as relevant factors for colonizing Mediterranean peridotites (Chiarucci, 2003). One exception worthy of note is *Peucedanum officinale* subsp. *brachyradium* with its autumn-flowering.

The chorological spectrum of south Iberian serpentinophytes reflects their affinity for the peridotite outcrops of Malaga province, grouped in the Bermejense phytogeographical sector (Nieto & al., 1991). Most of the obligate serpentinophytes (20) are local endemisms except for *Asplenium adiantum-nigrum* var. *corunnense* and *Notobolaena marantae*, which have a wider distribution. The endemicity rate for obligate serpentinophytes is 91%. The two preferential serpentinophytes (*Galium boissierianum* and *G. viridiflorum*) are also restricted endemisms from Malaga, Cádiz and Granada provinces. Two of the subserpentinophytes (*Arenaria retusa* and *Senecio eriopus*) are restricted endemisms of Malaga and Cádiz (*Senecio* is also present in Granada), as is *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* but this taxon reaches Morocco. 74% of the serpentinophytes are local endemisms and this percentage reaches 89% if an area centered in Malaga province and surroundings is considered.

As was found with Italian peridotite outcrops (Selvi, 2007), the number of obligate serpentinophytes in Andalusia increases with the outcrop area (Table 1). Serpentinophyte richness (Fig. 3) increases with that of the log-correlated area of the outcrops (lineal adjust $R^2 = 0.9087$). Sierra Bermeja shows the highest richness (3.64) and is the only outcrop where all the serpentinophytes, except *Centaurea cartracensis*, are found. This mountain range enjoys a high protection status at both regional (Natural Site) and European (LIC) levels. Guadalupe is the smallest outcrop and shows the lowest richness (1.54).

Serpentinophytes and dolomitophytes in Andalusia (Mota & al., 2008) show a very similar spectrum of biological types (Table 2). Hemicryptophytes (33.3%) and chamaephytes (44.4%) dominate on peridotites, while geophytes and phanerophytes are nearly absent. This result coincides with findings for peridotites in northern Italy (Selvi, 2007).

In contrast, the taxonomic spectrum for obligate serpentinophytes (Table 3) and dolomitophytes (Mota & al., 2008) show several differences. Fabaceae and Scrophulariaceae, both absent from the group of obligate serpentinophytes, are the best represented families among dolomitophytes, whereas members of Brassicaceae, Caryophyllaceae

Table 2. Comparison of the percentage of growth-forms between serpentinophytes and dolomitophytes *sensu* Mota & al. (2008). Growth-forms follow Orshan's classification (amphiphyte: two growth forms in the plant)

Growth form	Serpentinophytes	Dolomitophytes
Therophyte	14.8	13.9
Geophyte	3.7	rare
Hemicryptophyte	33.3	48.6
Chamaephyte	44.4	36.1
Amphiphyte	3.7	–

and Lamiaceae are frequent in both edaphic types. The family Asteraceae has the highest number of serpentinophyte species. Worthy of note is the lack of serpentinophytes among the family Poaceae, as also occurs in eastern Greek peridotites (Trigas & Iatrou, 2006) but not in north Italian outcrops (Selvi, 2007).

The most representative genera in the serpentine flora of Andalusia and Portugal (Menezes & Pinto da Silva, 1992) are *Alyssum*, *Arenaria*, *Armeria*, *Asplenium*, *Centaurea* and *Silene*. Genera common to Italian (Selvi, 2007) and Andalusian peridotite flora are *Alyssum*, *Armeria*, *Centaurea* and *Euphorbia*. *Alyssum*, *Centaurea* and *Silene* are common among Greek (Trigas & Iatrou, 2006) and Andalusian peridotites, while only *Alyssum* and *Silene* are common among Turkish (Reeves & Adigüzel, 2004) and Andalusian peridotites. *Notbalaena marantae* and *Digitalis obscura* subsp. *laciniata* are the only serpentinicolous taxa common to Moroccan (Ater & al., 2000) and Andalusian peridotites.

When comparing Iberian serpentine endemics with other ultramafic Mediterranean areas in the world such as California (Kruckeberg, 1992; Safford & al., 2005), of particular note are the dominance of Brassicaceae and Liliaceae in Cali-

fornia (Asteraceae in the Iberian Peninsula), the presence of *Galium* and *Allium* as common serpentinophyte genera, the very few endemics among the Poaceae (none in the Iberian Peninsula), and the coincidence of bodenavag forest genera (*Pinus jeffreyi* and *Quercus vaccinifolia* in California and *Pinus pinaster* and *Quercus coccifera* in the Iberian Peninsula).

Centaurea prolongi Boiss., *Hormathophylla longicaulis* (Boiss.) Cullen & T.R. Dudley, *Linaria satyroides* Boiss., *Omphalodes commutata* G. López and *Ulex baeticus* Boiss. s.l. are considered as dolomitophytes by Mota & al. (2008) but they can also be found growing on peridotite, so we prefer to consider them as magnesicolous species. While *Alyssum serpyllifolium* s.l. (subsp. *malacitanum* for this work), *Armeria villosa* subsp. *carratracensis* and *Iberis fontqueri* appear as dolomitophytes in Mota & al. (2008), the data obtained in the present study indicate that they should be considered as obligate serpentinophytes.

Most serpentinophytes present a wide bioclimatic range, as they may inhabit two or more bioclimatic belts (24 taxa, 89%) or two or more ombrotypes (25 taxa, 93%). *Alyssum malacitanum*, *Genista lanuginosa* (1250 m) and *Galium boissierianum* (1200 m) show the widest altitudinal interval, while *Peucedanum brachyradium* (100 m) and *Notbalaena marantae* and *Asplenium corunense* (350 m) show the narrowest interval. Only 10 taxa (37%) reach the supramediterranean bioclimatic belt (the least extensive), while the thermo and mesomediterranean belts are equally rich in serpentinophytes, although *Allium rouyi*, *Notbalaena marantae* and *Peucedanum brachyradium* are restricted to the thermomediterranean bioclimatic belt. *Alyssum malacitanum*, *Centaurea carratracensis*, *Teucrium reverchonii* and *Silene serpentinicola* should be considered as the most xero-thermophilous taxa since they are the only ones that inhabit the thermomediterranean belt with its dry ombrotype.

The habitats and plant communities preferred by the serpentinophytes are shrublands on poorly developed soils (*Staebelesino-Ulicion baetici* alliance in *Cisto-Lavanduletea* class) and the communities living on slopes, lithosols and rock fissures (alliance *Andryalo-Crambion filiformis*, class *Phagnalo-Rumicetea inaurati*) (Table 4). These types of communities are the ones with the highest endemicity rate among Mediterranean habitats (Snogerup, 1971; Gómez-Campo, 1985; Médail & Verlaque, 1997). However, one species, *Galium viridiflorum* stands out because it is the only serpentinophyte associated with wet ecosystems. This pattern is also found in serpentinicolous vegetation of northern Portugal and south Iberia, which shows similar trends, both being abundant in shrublands and rupicolous plant communities (Menezes & Pinto da Silva, 1992).

According to the Spanish Red List of endangered species (Moreno, 2008), the percentage of obligate serpentinophytes threatened is 59% (13 taxa), of which 45% (10 taxa) are included in the two high risk categories (CR and EN) and 15% (3 taxa) are classified as VU. If we consider all the serpentinophytes (27 taxa), 56% are threatened (15 taxa). A study carried out in northern Italian peridotites revealed that among 11 obligate serpentinophytes only one is considered as EN at a regional level (Selvi, 2007).

It is clear that adaptation to serpentine substrate is one of

Table 3. Number and percentage of serpentinophytes indexed by families.

Family	Species (%)
Obligate serpentinophytes	
Asteraceae	5 (23)
Caryophyllaceae	3 (14)
Apiaceae	2 (9)
Brassicaceae	2 (9)
Plumbaginaceae	2 (9)
Alliaceae	1 (5)
Aspleniaceae	1 (5)
Dipsacaceae	1 (5)
Euphorbiaceae	1 (5)
Lamiaceae	1 (5)
Linaceae	1 (5)
Saxifragaceae	1 (5)
Sinopteridaceae	1 (5)
Preferential serpentinophytes	
Rubiaceae	2 (100)
Subserpentinophytes	
Caryophyllaceae	1 (33)
Fabaceae	1 (33)
Asteraceae	1 (33)

Table 4. Number of serpentinophytes appearing in each syntaxon and its habitat. O, obligate; P, preferential; S, subserpentinophyte. (*) *Gallo viridiflori*-*Schoenetum nigricantis*, *Molinio arundinaceae*-*Ericetum erigenae*, *Erico terminalis*-*Nerietum oleandri*, *Erico erigenae*-*Salicetum pedicellatae*

Syntaxon	Habitat/vegetation	Serpentinophytes		
		O	P	S
<i>Stachelino-Ulicion baetica</i>	xerophytic shrublands	11	1	2
<i>Andryalo-Crambion filiformis</i>	stony slopes	10	—	—
<i>Asplenio corunensis-Saxifragetum gemmosae</i>	fissures of shaded rocks	2	—	—
<i>Arenario capillipedis-Iberidetum fontqueri</i>	lithosols	2	—	—
<i>Pino pinastri-Quercetum cocciferae</i>	tall shrublands with pines	2	—	—
<i>Omphalodion commutatae</i>	sandy lithosols	1	—	1
<i>Bunio macucae-Abietetum pinsapo</i>	fir forests	1	—	—
<i>Notholaeno marantae-Chellantheum guanchicae</i>	fissures in sunny rocks	1	—	—
<i>Phlomidio lychnitidis-Brachypodium retusi</i>	xerophytic pastures	1	—	—
<i>Selaginello denticulatae-Saxifragetum gammulosae</i>	shaded, slight slopes with clay	1	—	—
Higrophilous communities (*)	springs and streams	—	1	—

the main sources of endemism, and therefore of plant diversity. Due to the exceptional nature of the vegetation and flora that are found therein, which is underlined by the results of this work, the biggest of the Andalusian peridotite outcrops (Sierra Bermeja) has been proposed as National Park, the maximum protection category for natural spaces in Spain. These areas are the same as those proposed by Médail & Diadema (2009) as a phylogeographical refuge and a "hot-spot" in the context of the Mediterranean Basin (5. Serranía de Ronda), and overlap an important area for threatened Spanish flora (Bañares & al., 2003).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the editor and the two reviewers for useful comments and suggestions that have improved the work. N. Hidalgo Triana has been supported by two scholarships (0906 and 0921) of the University of Malaga (UMA). We thank the Andalusian Government for granting us permission to work in the protected areas (P) SB/AU/03-2011). We are grateful to F. Casanovi-Sorruget and M. Becerra Parra for the use of their photographs.

REFERENCES

Alados, C.L., Navarro, T. & Cabezu, B. 1999. Tolerance assessment of *Cistus ladanifer* to serpentine soils by developmental stability. *Plant Ecology* 143 (1): 51-66.

Ater, M., Lefebvre, C., Gruber, W. & Meerts, P. 2000. A phytochemical survey of the flora of ultramafic and adjacent normal soils in North Morocco. *Plant Soil* 218: 127-139.

Bañares, A., Blanca, G., Ghemmes, J., Moreno, J.C. & Ortiz, S. 2003. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, Madrid.

Biz, M., Kell, S.P., Maxted, N. & Lansdown, R.V. 2011. *European Red List of Vascular Plants*. Publications Office of the European Union, Luxembourg.

Blanca, G., Cabezu, B., Hernández Bermejo, J.E., Herrera, C.M., Molero Mesa, J., Muñoz, J. & Valdés, B. 1999-2000. *Libro rojo de la flora silvestre amenazada de Andalucía*. Junta de Andalucía, Sevilla.

Blanca, G., Cabezu, B., Cueto, M., Morales Torres, C. & Salazar, C. 2011. *Flora Vascular de Andalucía Oriental* (2ª Edición). Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

Brady, K.U., Kruckeberg, A.R. & Bradshaw, H.D. 2005. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 243-266.

Brooks, R. 1981. *Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach*. Dioscorides Press, Portland.

Cabezu, B., Nieto-Calderá, J.M. & Pérez-Latorre, A.V. 1989. Contribución al conocimiento de la vegetación edafófila-serpentinícola del sector Ronderío (Málaga; España). *Acta Botanica Malacitana* 14: 291-294.

Cabezu, B., Pastor, J., Trigo, M.M. & Nieto, J.M. 1992. Observaciones sobre *Allium rosei* Gautier. *Acta Botanica Malacitana* 17: 123-126.

Cabezu, B., Talavera, S., Blanca, G., Salazar, C., Cueto, M., Valdés, B., Hernández Bermejo, J.E., Herrera, C.M., Rodríguez Hiraldo, C. & Navas, D. 2005. *Libro Rojo de la flora vascular de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

Castroviño, S. & al. 1986-2012. *Flora Iberica*. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.

Chianucci, A. 2003. Vegetation ecology and conservation on Tuscan ultramafic soils. *Botanical Review* 69(3): 252-268.

Díez-Garretas, B., Aenssi, A., Rufo, L., Rodríguez, N., Sánchez-Mata, D., Amils, R. & de la Fuente, V. 2009. *Saxifraga gemmiflora* Boiss. (Saxifragaceae), an endemic nickel bioindicator from ultramafic areas of the Southern Iberian Peninsula. *Northeastern Naturalist* 16: 56-64.

Gómez-Campo, C. 1985. The conservation of Mediterranean plants: principles and problems. In: Gómez-Campo, C. (ed.), *Plant conservation in the Mediterranean area*. Dr. W. Junk, Dordrecht.

IGME (Instituto Geológico-Minero de España). 1970. *Mapa geológico de España 1:200.000. Algeciras* (4.12). Madrid.

IGME (Instituto Geológico-Minero de España). 1981. *Mapa geológico de España 1:200.000. Morón de la Frontera* (4.11). Madrid.

Jeffrey, D.W. 1987. *Soil-plant relationships: an ecological approach*. Timber Press, Portland.

Kruckeberg, A. 1992. Plant life of western North American ultramafics. In: Roberts, B.A. & Proctor, J. (eds.), *The ecology of areas with serpentinized rocks. A world view*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Kruckeberg, A. 2002. *Geology and plant life*. University Press, Washington.

López González, G. 1975. Contribución al estudio florístico y fitosociológico de Sierra de Aguas. *Acta Botanica Malacitana* 1: 81-205.

Médail, F. & Verlaque, R. 1997. Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 80: 269-281.

Médail, F. & Diadema, K. 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean basin. *Journal of Biogeography* 36: 1333-1343.

Menezes, E. & Pinto Da Silva, A.R. 1992. Ecology of serpentinized areas of north-east Portugal. In: Roberts, B.A. & Proctor, J. (eds.), *The ecology of areas with serpentinized rocks. A world view*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Morales Torres, C. 2009. *Halimolobos* (Dunal) Spach. In: Blanca, G. & al. (eds.), *Flora Vascular de Andalucía Oriental* 3: 189. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

Moreno, J.C. (coord.) 2008. *Libro Rojo de la Flora Vascular Española*. Dirección General del Medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, Madrid.

Mota, J.F., Medina-Cazorla, J.M., Bruno, F., Pérez-García, F.J., Pérez-Latorre, A.V., Sánchez-Gómez, P., Torres, J.A., Benavente, A., Blanca, G., Gil de Carrasco, C., Lorite, J. & Merlo, M.E. 2008. Dolomite flora of the Baetic Ranges glades (South Spain). *Flora* 203: 359-375.

Mota, J.F., Sánchez-Gómez, P. & Guirado, J.S. 2011. Diversidad vegetal de las yezas ibéricas. ADIF y Mediterráneo, Sevilla.

- Muñoz Garmendia, F. & Navarro, C. 1993. *Halimium* (Dunal) Spach. In: Castroviejo, S. & al. (eds.), *Flora iberica* 3: 343. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- Nieto, J., Pérez Latorre, A.V. & Cabezado, B. 1991. Biogeografía y series de vegetación de la provincia de Málaga (España). *Acta Botanica Malacitana* 16(2): 417-436.
- Nieto, Feliner, G., Fuentes Aguilar, J. & Roselló J.A. 2002. Reticulation or divergence: the origin of a rare serpentine endemic assessed with chloroplast, nuclear and RAPD markers. *Plant Systematics and Evolution* 231: 19-38.
- Nogueira, I. & Ormonde, J. 1986. *Asplenium* L., In: Castroviejo, S. & al. (eds.), *Flora iberica* 1: 102. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- Nogueira, I., Muñoz Garmendia, F. & Navarro, C. 1993. *Halimium* (Dunal) Spach. In: Castroviejo, S. & al. (eds.), *Flora iberica* 3: 343. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- Orshan, G. 1986. Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Annali di Botanica* 44: 7-38.
- Pastor, J.E., Diosdado, J.C. & Cabezado, B. 1995. A karyological study of *Allium rousp* Gautier (Liliaceae), a recently rediscovered endemic species from the south of Spain. *Botanical Journal of the Linnean Society* 117: 255-258.
- Pérez-García, F.J., Medina-Cazorla, J.M., Martínez-Hernández, F., Garrido-Becerra, J.A., Mendoza-Fernández, A.J., Salmerón-Sánchez, E. & Mota, J.F. 2012. Iberian Baetic endemic flora and the implications for a conservation policy. *Annales Botanicae Fennica* 49: 43-54.
- Pérez-Latorre, A.V., Navas, P., Navas, D., Gil, Y. & Cabezado, B. 1998. Datos sobre la flora y vegetación de la Serranía de Ronda (Málaga, España). *Acta Botanica Malacitana* 23: 149-191.
- Pérez-Latorre, A.V. & Cabezado, B. 2002. Use of monocharacteristic growth forms and phenological phases to describe and differentiate plant communities in Mediterranean type ecosystems. *Plant Ecology* 161(2): 231-249.
- Pichi-Sermoli, R.E.G. 1948. Flora e vegetazione delle serpentine e delle altre ofiolite dell'Alta valle del Tevere. *Wehba* 6: 1-378.
- Reeves, R. & Adigizel, N. 2004. Rare plants and nickel accumulators from Turkish serpentine soils, with special reference to *Centaurea* species. *Turkish Journal of Botany* 28: 147-153.
- Rivas Goday, S. 1974. Edafismos ibéricos de rocas ultrabásicas y dolomíticas: interpretación biogeoclimática y sus posibles correlaciones cariológicas. *Las Ciencias* 39: 66-73.
- Rivas Goday, S. & López González, G. 1979. Nuevos edafismos hispánicos de substratos ultrabásicos y dolomíticos. *Anales de la Real Academia de Farmacia* 45: 95-112.
- Rivas Martínez, S. 2011. Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España. *Itinera Geobotanica* 18(1): 5-424.
- Rivas-Martínez, S., Díaz, T.E., Fernández González, F., Izco, J., Loidi, J., Lousa, M. & Penas, A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001. *Itinera Geobotanica* 15(1, 2): 1-922.
- Roberts, B.A. & Proctor, J. 1992. *The ecology of areas with serpentinized rocks. A world view*. Kluwer academic publishers. Dordrecht.
- Rufo, N., García, V., Sánchez-Mata, D. & Rodríguez-Rojo, M. 2004. Studies on Iberian Peninsula ultramafic flora: a selected nickel accumulation screening. *Laurus* 25: 161-167.
- Rune, O. 1953. Plant life on serpentines and related rocks in the north of Sweden. *Acta Phytogeographica Suecica* 31: 1-139.
- Safford, H.D., Viers, J.H. & Harrison, S.P. 2005. Serpentine endemism in the California flora: a database of serpentine affinity. *Madroño* 52(4): 222-257.
- Selvi, F. 2007. Diversity, geographic variation and conservation of the serpentine flora of Tuscany (Italy). *Biodiversity and Conservation* 16: 1423-1439.
- Simon Pallisé, J. 1997. Una nueva subespecie para *Euphorbia flavicomis* DC. (Euphorbiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 55(1): 199-200.
- Snogerup, S. 1971. Evolutionary and plant geographical aspects of chasmo-phytic communities. In: Davis, P.H., Harper, P.C. & Hedge, I.C. (eds.), *Plant Life of South-West Asia*. Botanical Society of Edinburgh, Edinburgh.
- Stevanović, V., Tan, K. & Iatrou, G. 2003. Distribution of endemic Balkan flora on serpentine. I. Obligate serpentine endemics. *Plant Systematics and Evolution* 242: 149-170.
- Tabavera, S. 1999. *Genista* L., In: Castroviejo, S. & al. (eds.) *Flora iberica* 7: 110. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- Trigas, P. & Iatrou, G. 2006. The local endemic flora of Evvia (W Aegean, Greece). *Willdenowia* 36: 257-270.
- Valdés, B., Rejzali, M., Achhal, A., Jury, S.L. & Montserrat, J.M. 2002. *Checklist of vascular plants of N Morocco with identification keys*. CSIC. Madrid.
- Whittaker, R.H. 1954. The ecology of serpentine soils. *Ecology* 35: 258-288.
- Whittaker, R.J. & Fernández Palacios, J.M. 2001. *Island biogeography, ecology, evolution, and conservation*, 2nd edn. Oxford University Press. Oxford.
- Yusta, A., Berahona, E., Huertas, F., Reyes, E., Yáñez, J. & Linares, J. 1985. Geochemistry of soils from peridotite in Los Reales, Málaga. *Mineralogy and Petrography Acta* 29: A: 439-498.

Associate Editor: Juan F. Mota
Received: 6-XI-2012
Accepted: 26-IV-2013

2. Nuevos serpentinófitos en el Sur de la Península Ibérica

El estudio de la flora y vegetación serpentinícola del Sur de la Península Ibérica prosigue en el tiempo y resultado de ello es la aparición de **nuevos endemismos (edafismos) en las Sierras Bermejas de Málaga** después de la publicación de la “checklist” de los serpentinófitos ibéricos (Pérez Latorre et al., 2013). Se han encontrado los siguientes nuevos endemismos serpentinícolas, que, puesto que todas las poblaciones halladas hasta el momento son sobre serpentininas, se podrían considerar con la categoría de serpentinófitos obligados:

1) *Crepis bermejana* M. Talavera, C. Sánchez Casimiro-Soriguer & S. Talavera, sp. nov. (Talavera et al., 2013)

Distribución: se conocen varias poblaciones en 2 localidades: Sierra Bermeja (Estepona), y La Robla (Casarabonela).

2) *Galatella malacitana* Blanca, Gavira & Suár.-Sant., sp. nov.: (Blanca et al., 2015)

Distribución: sólo se conocen tres localidades: Sierra Alpujata (Coín), Sierra de aguas (Carratraca) y Sierra Bermeja (Estepona).

3) *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* Hidalgo Triana, Pérez Lat. & Cabezudo, subsp. nov. (Hidalgo et al., 2016)

Distribución: sólo se conoce una población en Sierra Bermeja (Estepona).

Estos tres nuevos hallazgos, aumentarían el número de serpentinófitos obligados de **22 a 24** con la introducción de *Galatella malacitana* y de *Crepis bermejana* y *Euphorbia flavicoma* subsp. *giselae* sería modificada a *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense*.

3. Bibliografía

Blanca, G., Gavira, G. & Suarez-Santiago, V. N. 2015. *Galatella malacitana* (Asteraceae): a new species from the peridotitic mountains of southern Spain. *Phytotaxa* 205 (4): 239-248.

- Hidalgo Triana, N., Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo, B. 2016. *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* (Euphorbiaceae) subsp. nov.: a new obligate serpentinophyte from southern Iberian Peninsula. Aceptado para su publicación en Phytotaxa (2016).
- Talavera Solís, M., Sánchez Casimiro-Soriguer, C. & Talavera Lozano, S. 2013. *Crepis* Sect. *Lepidoseris* sensu Babcock en la Península Ibérica y Baleares. Acta Bot. Malacitana 38: 231-240.

Capítulo 2

Tipos funcionales de la flora serpentinícola Sur-Ibérica. Fenomorfología

1. Introducción

El término **Fenología** deriva de la palabra griega *phaino*, que significa mostrar lo que aparece, y se refiere al estudio de recurrentes **ciclos de vida** de las plantas o de los animales, especialmente su sincronía con el **clima** (Dubé et al., 1984). La fenología es por tanto una disciplina integradora puesto que su estudio implica a su vez el estudio de muchos procesos (Schwartz, 2003).

Desde los años 80, y gracias a los estudios realizados por el Profesor Gideon Orshan en el Mediterráneo y en ecosistemas desérticos de Israel, en Europa se comienza a estudiar la **fenomorfología**. Su propuesta (1982, 1989) es utilizar la fenomorfología (descripción de los cambios temporales en la morfología de las plantas durante su ciclo completo de vida) para conocer las plantas desde el punto de vista **fenológico y morfológico**, relacionando todos los **órganos** (hojas, ramas, flores, frutos, yemas, etc.) y **fases fenológicas** (floración, caída de hoja, crecimiento vegetativo, dispersión, etc.). De este modo, se adquiere una **información básica** para el conocimiento del funcionamiento y la adaptación fenológica de las plantas y comunidades vegetales al medio donde se desarrollan (Mooney et al., 1983; Le Roux et al., 1984; Pierce, 1984).

El clima tiende a sincronizar y homogeneizar las respuestas de las plantas aunque algunos otros factores (por ejemplo la competencia) tienden a aumentar la diversidad fenológica (Puppi, 2011). Así, regiones geográficas con climas parecidos han de expresar estrategias fenológicas de adaptación al medio muy similares (Orshan, 1989) y por tanto patrones fenológicos similares. Siguiendo con esta idea, en regiones con **clima mediterráneo**, donde la estación seca es coincidente con la estación de mayores temperaturas, la metodología ha sido aplicada a una gran cantidad de ecosistemas

incluyendo regiones de la cuenca Mediterránea (Kummerow, 1983; Floret et al., 1987, 1990; Romane, 1987; Danin & Orshan, 1990; Keshet et al., 1990; Correia et al., 1992; De lillis & Fontanella, 1992; Pérez Latorre et al., 1996; Navarro & Cabezudo, 1998; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; Castro Díez et al., 2003; Simões et al., 2008; Milla et al., 2010; Rodríguez-Gallego, 2013) y otras zonas con clima Mediterráneo del planeta, incluyendo Australia (Pate et al., 1984), Chile (Orshan et al., 1984; Montenegro, 1987; Montenegro et al., 1989) y Sudáfrica (Le Roux et al., 1989).

Estos trabajos han puesto de manifiesto patrones generales en cuanto al desarrollo de las fenofases a lo largo de un ciclo estacional en plantas mediterráneas y algunas relaciones con el clima. Como por ejemplo que en lugares de clima benigno, las fenofases tienden a prolongarse por más tiempo, y el grado de superposición tiende a disminuir, mientras que en los sitios más adversos, ocurre lo contrario (Mooney & Dunn, 1970; Di Castri et al., 1981; Kummerow, 1983) y las fenofases vegetativas y la floración, tienden a ocurrir en la primavera. Otras fenofases como la fructificación son más variables (Orshan, 1989).

La **superposición de fenofases** puede implicar competencia por los recursos disponibles entre las distintas actividades (Chapin et al., 1990; Castro Díez & Monsterrat-Martí, 1998).

También se han descrito patrones más específicos para las diferentes fenofases como los que siguen a continuación (Kummerow, 1983; Montenegro, 1987; Correia et al., 1992; De Lillis & Fontanella, 1992; Navarro & Cabezudo, 1998; Perez-Latorre et al., 1996; Castro-Díez et al., 2003; Simões et al., 2008):

- Uno de los patrones o estrategia más importante es el **dimorfismo estacional** de las matas (también llamadas además semidecíduas de verano) o caméfitos leñosos, presente en una gran parte de éstos. Significa que un mismo individuo puede tener dos morfologías “estacionalmente diferentes” (Palacio, 2006). Este patrón fue apuntado por Orshan (1963) y después por Margaris (1981) y Montserrat-Martí et al. (2004), con el correspondiente análisis de los diferentes tipos de hojas (las hojas de los dolicoblastos suelen ser más grandes, blandas, finas y productivas que las de los braquiblastos; Palacio, 2006) en cada una de las ramas (braquiblastos y dolicoblastos) y su significado ecológico-funcional. Conlleva a que dichos caméfitos dispongan de dos tipos de ramas: **dolicoblastos** (ramas largas de más de 3 cm.) y **braquiblastos** (ramas de elongación

lenta y restringida) de **desarrollo estacional muy diferente** (Margaris, 1981; Orshan, 1989). Crecen durante todo el año, pero en el período de sequía estival, la actividad vegetativa se reduce esencialmente a los braquiblastos, por sus características funcionales de tolerancia al estrés (hojas más pequeñas y mejor protegidas frente a la sequía, pero también frente a otros estreses, como las altas o bajas temperaturas, la insolación, etc.), permitiendo una reducción de la transpiración (Zohary, 1962; Orshan, 1953). La mayoría de los doliceoblastos se desarrollan en primavera a partir de braquiblastos formados de manera siléptica durante el año anterior (Orshan, 1972). Al final de la estación de crecimiento, los doliceoblastos pueden producir inflorescencias terminales, dar lugar a yemas vegetativas apicales o sus puntas se secan. A su vez, normalmente portan braquiblastos axilares silépticos que permanecerán así todo el invierno para dar lugar a la nueva cohorte de doliceoblastos del siguiente año (Orshan, 1972). Los braquiblastos suelen terminar en yemas apicales desnudas que crecen durante un tiempo mucho más largo, generalmente en verano y otoño y con un crecimiento más lento. Navarro & Cabezudo (1998) detectaron que la estrategia del dimorfismo estacional es la que más se ajustaba al matorral mediterráneo estudiado (aulagar-jaral y tomillar).

- El **crecimiento vegetativo** generalmente coincide con la estación en que aumenta el fotoperiodo y las temperaturas y existe reserva de agua en el suelo (**primavera**) (Hoffmann & Kummerow, 1978; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; Castro-Díez et al., 2005; Pérez Latorre et al., 2007), aunque este crecimiento puede continuar en verano en algunos lugares de clima Mediterráneo (Specht et al., 1981; Cabezudo et al., 1992). En la cuenca Mediterránea, si el crecimiento persiste hasta principios del verano, es porque las plantas tienen raíces muy profundas (Hoffmann & Kummerow, 1978; Castro-Díez et al., 2005) o porque crecen en zonas con una cierta disponibilidad de agua en verano como es ocurre en ecosistemas del norte de España (Montserrat et al., 2011).

En los fanerófitos leñosos mediterráneos, especialmente en arbustos, el crecimiento de las ramas suele ser muy escaso en verano (Montserrat-Martí et al., 2004). Muchos de ellos aparentan una total inactividad en esta estación, aunque los braquiblastos suelen experimentar un desarrollo importante durante su primera etapa de crecimiento, entre el final de la primavera y el inicio del verano, cuando los doliceoblastos finalizan o han finalizado su extensión y se produce la senescencia y el secado de muchas hojas del

año anterior. En invierno también es difícil el crecimiento primario de la parte aérea, tanto más cuanto más frío es el clima y tanto en caméfitos como en fanerófitos (Montserrat-Martí et al., 2004). En las zonas de invierno suave, puede observarse un cierto crecimiento invernal de los dolicoblastos de algunos arbustos. Los caméfitos leñosos prosiguen el crecimiento de sus braquiblastos en otoño e incluso en determinados momentos del invierno, pero el **crecimiento invernal** parece estar muy limitado o ser totalmente inexistente en las zonas frías (Palacio & Montserrat-Martí, 2006).

- El tipo de **yema** presente en cada planta también es un factor importante, ya que condicionará su crecimiento. En general, los tipos de yema dependen de las condiciones ambientales del medio en el que se encuentre la planta. Los tipos son: 1) yemas desnudas, que carecen de órganos especializados para proteger el meristemo apical (escamas, catáfilos o hipsófilos), el cual sólo está cubierto por algunas hojas embrionarias o sus estípulas y, eventualmente, por algún resto de las hojas viejas; 2) yemas hipsofilarias, cubiertas por escasos hipsófilos, catáfilos y hojas embrionarias que, a su vez, cubren el meristemo; 3) yemas catafilarias, que protegen el meristemo con numerosos elementos: escamas, catáfilos y hojas embrionarias desnudas, hipsofilarias y protegidas con escamas (Borchert, 1991; Nitta & Ohsawa, 1998). **En la mayoría de las especies mediterráneas faltan los elementos protectores especializados** (Montserrat-Martí et al., 2004; Palacio et al., 2004) y se observan **yemas desnudas** en los ápices de dolicoblastos y braquiblastos. Éstas últimas yemas generalmente se desarrollan en la axila de las hojas de dolicoblastos (Orshan, 1989). Desde una perspectiva fenológica, los braquiblastos con yemas desnudas y capacidad potencial de crecimiento continuo, permiten la prolongación del desarrollo de las ramas a extensos períodos del año, mientras que la posesión de yemas catafilarias o hipsofilarias suele conllevar una importante restricción del desarrollo de las ramas a determinados períodos de clima favorable. Por ello, cabe esperar que los braquiblastos con yemas desnudas predominen en las especies de lugares semiáridos, mientras que las yemas con órganos protectores (especializados o no) tiendan a predominar en las zonas más frías (Palacio & Montserrat-Martí, 2006).

- La fenofase de **caída de hojas** ocurre durante la estación desfavorable, como adaptación a la **reducción de la superficie foliar transpirante** (Orshan, 1963; Mooney & Dunn, 1970), contribuyendo a la alternancia de ramas. Pero es una **caída facultativa**,

es decir, que será mayor o menor dependiendo de la dureza del verano y sólo en raras ocasiones deja a la planta desprovista de hojas como ocurre en deciduos verdaderos. O puede que exista una gradación de situaciones de pérdida de hoja que va desde plantas que mantienen casi todo su follaje, hasta las que pierden casi todas sus hojas (Palacio et al., 2006a). Navarro & Cabezudo (1998) denominaron a estas plantas como **semidecíduas de verano** (caída de hojas semi-facultativa).

- Las **fenofases reproductivas** se suceden desde que se inicia la prefloración, aunque con muchas variaciones dependiendo de la especie (Orshan, 1989). La prefloración suele ser coetánea con la floración y la fructificación, y pueden coincidir hasta varios meses antes de florecer. La floración suele ser primaveral, aunque puede alargarse hacia el verano en zonas con condiciones mesofíticas o adelantarse en zonas más benignas térmicamente/ más cálidas. También puede aparecer de modo extemporáneo a principios de otoño en algunas áreas debido al parecido de estas condiciones climáticas con las de la primavera. La fructificación depende en gran medida del tipo de fruto, y de la disponibilidad de agua en el suelo: en el caso de comunidades de matorral, predominan los frutos secos de rápida maduración en verano, aprovechando la escasa reserva de agua en suelos poco profundos; mientras que en comunidades de bosque y arbustos, tienen predominio los frutos carnosos de maduración estival-otoñal, puesto que sus sistemas radicales permiten el acceso al agua de suelos un poco más profundos y desarrollados. La dispersión también depende del tipo de fruto, comenzando los frutos secos su dispersión en verano para estar en el suelo en la siguiente época de lluvias (otoño), mientras que los frutos carnosos dispersan en otoño-invierno (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002).

La **gran cantidad de estudios fenológicos en la Península Ibérica** (región Mediterránea): bosques (alcornocales, Pérez Latorre et al., 1996); formaciones arbustivas relictas como los ojaranzales (Pérez Latorre & Cabezudo, 2006) y los artales (Pérez Latorre et al., 2009); fanerófitos mediterráneos del Noreste de España (Montserrat-Martí & Pérez-Rontomé, 2002; Castro-Díez & Montserrat-Martí, 1998; Milla et al., 2010); semiarbustivas del tipo brezales (Pérez Latorre et al., 2007); jarales (Cabezudo et al., 1992, 1993); comunidades de “badlands” (Navarro et al., 1993); aulagares-jarales-tomillares (Navarro & Cabezudo, 1998); jarales (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002); ecosistemas dunares (Rodríguez-Gallego, 2013), caméfitos del

Prepirineo (Palacio, 2006); y especies concretas como *Abies pinsapo* (Pérez Latorre & Cabezudo, 2012), han permitido establecer **patrones fenológicos** generales, algunos de los cuáles fueron señalados anteriormente. Pero la alta diversidad de formas de crecimiento existente en los ecosistemas Mediterráneos, puede llevar a la ocurrencia de patrones diferentes a los anteriores, en cierta asincronía con el clima mediterráneo (Mooney et al., 1977; Rathcke & Lacey, 1983; Kummerow, 1983; Orshan, 1989; Christodoulakis, 1992; De Lillis & Fontanella, 1992; Wang et al., 1992; Lechowicz, 1995; García-Antón et al., 2002; Montserrat-Martí et al., 2004). Por ejemplo, Palacio & Montserrat-Martí (2005) han descrito pequeñas variaciones del patrón general, como la parada de crecimiento vegetativo que se produce en verano y en invierno en dos taxones de ambientes semiáridos mediterráneos, o P uppi (2011) que detectó variaciones fenológicas debidas a las condiciones meteorológicas de años diferentes.

Ningún estudio hasta ahora se ha centrado en el estudio de la fenología y fenomorfología de ecosistemas de matorral serpentínico y sus edafoendemismos; a pesar de la importancia que estos conocimientos tienen para la gestión (planificación de usos del territorio, climatología, etnobotánica, etología, manejo de masas forestales) y conservación de estos ecosistemas singulares (Brooks, 1987). Común denominador de los **suelos serpentínicos** son su alto contenido en Fe y Mg y muy bajo en Ca, deficiencias de nutrientes (N, P, K) e infertilidad, concentraciones tóxicas de metales pesados (Cr, Ni, Co, Va), edafización lenta o imposibilitada y elevada xerotermicidad (Whitaker, 1954; López-González, 1975; Brooks, 1987). Estas características hacen que los hábitats serpentínicos sean muy selectivos y dirijan la evolución de algunos taxones. De hecho, solo una pequeña parte de los táxones de las floras regionales están adaptados a crecer bajo estas condiciones. En el aspecto morfológico-funcional, algunas de las plantas adaptadas a vivir en suelos serpentínicos presentan serpentinomorfosis (Pichi-Sermoli, 1948), i.e. variación morfológica respecto a los tipos de su misma especie que crecen fuera de pe ridotitas (estenofilia, glabrescencia, glaucescencia, hábito postrado, macrorricia y nanismo). En casos extremos, el **aislamiento** poblacional puede conducir a **cambios en el momento de floración** (MacNair & Gardner, 1998) que a menudo son asociados con una pronta reproducción en condiciones de sequía o como respuesta fenotípica plástica a la disminución de agua en el suelo (Hughes et al., 2001; Brady et al., 2005; Wright et al., 2006). También pueden darse **reducciones en el tamaño de la flor** (Galen, 1999), las cuáles parecen ser más ventajosas en condiciones

de suelos pobres. Estas variaciones confieren mecanismos florales de aislamiento reproductivo entre especies endémicas de serpentina y no endémicas, como el ejemplo de la planta anual serpentinica *Mimulus nudatus*, que florece antes que su antecesor *Mimulus guttatus* (Gardner & Mcnair, 2000). Esta planta, además de tener una floración más temprana, tiene hojas más reducidas, menor biomasa en los tallos y mayor consumo y translocación de calcio en la raíz comparada con su ecotipo no serpentinícola (Hughes et al., 2001; Murren et al., 2006; Hendrick, 2008; Selby et al., 2008). Otro ejemplo es el de *Collinsia sparsiflora*, en la cual el pico de floración en poblaciones de serpentinicas y fuera de serpentinicas difiere significativamente (Wright et al., 2006). Sin embargo, Escudero et al. (2015), quienes estudiaron ecosistemas de yesos, encontraron el efecto contrario en la floración: un retraso en el momento de la floración (ésta tenía lugar a comienzos del verano) de los gipsófitos con respecto a poblaciones fuera de yesos. Aunque algunos de estos estudios indican que las diferentes razas de plantas y especies adaptadas a tipos de suelos especiales en diversos sistemas tienen tiempos de floración diferentes, no está claro si los cambios en fenología son estrictamente un resultado de la adaptación a las condiciones edáficas o un método de respuesta ante perturbaciones ambientales (McNeilly & Antonovics, 1968).

Es muy importante conocer el funcionamiento fenológico de las plantas y especialmente las modificaciones que se producen en la fenología debido a los cambios que se están produciendo en el clima debidos al Cambio Climático (Montserrat et al., 2004; IPCC, 2014) o debidos a cualquier otro elemento de estrés (Di Castri et al., 1981; Shmida & Burguess, 1988) puesto que pequeñas diferencias fenológicas pueden condicionar su vulnerabilidad frente a eventos climáticos extremos y, por ende, su distribución (Palacio et al., 2005). Conocer más acerca de la fenología de las plantas puede ayudar también a establecer futuros modelos de previsión (Richardson et al., 2013). Una forma de desarrollar modelos predictivos para la relación entre la fenología de las plantas y el clima a escala local, es estudiar la fenología de las plantas en diferentes pisos bioclimáticos (Vera, 1995), lo que permite simular situaciones de cambio climático (por ejemplo Inouye, 2008; Post et al., 2008; Morissette et al., 2009).

Los **objetivos** de este estudio son: **(1)** definir los tipos fenomorfológicos de la flora serpentinica del sur de la Península Ibérica, comparándolos con los de otros ecosistemas y testando si las estrategias son particulares de la flora de estos

ecosistemas serpentínicos; **(2)** obtener y definir patrones (usando los índices fenofásicos) fenológicos y discutir su significado ecológico para que puedan servir para la gestión de estos ecosistemas a nivel de especie; y **(3)** comparar el funcionamiento fenomorfológico (fenológico) de la flora serpentinícola en dos pisos bioclimáticos, evaluando el desfase fenofásico.

2. Materiales y Métodos

2.1. Área de estudio y especies

El estudio fenomorfológico se llevó a cabo en las dos parcelas de trabajo definidas en el capítulo “Área y taxones de estudio” y para los taxones recogidos en la tabla 6 de ese mismo capítulo.

2.2. Recolección de datos

El patrón fenológico de una especie puede variar en diferentes lugares o en diferentes años en un mismo sitio (Castro Díez et al., 2003; Montserrat et al., 2004). Por ello, se estudió la fenología durante **dos ciclos estacionales** y en las dos parcelas de estudio (PB y PA), cuya principal diferencia era la **altitud**.

El estudio fenomorfológico se realizó según la metodología propuesta por Orshan (1989), utilizada en diversas zonas de macrobioclima mediterráneo del planeta y en España por miembros del grupo de investigación RNM-115 de la UMA, con algunas modificaciones introducidas para esta tesis doctoral que se concretan a continuación. Básicamente, se recolectaron datos concernientes a las fenofases y al estado de los órganos de las plantas. Dichos datos se tomaron para cada especie mediante visitas mensuales durante los años 2011, 2012 y 2013 (desde octubre de 2011 a septiembre de 2013), realizando el seguimiento en torno al día 15 de cada mes. Por tanto, se siguieron dos ciclos fenológicos para cada especie de estudio en las dos parcelas de estudio (tabla 1). Para ello, un mínimo de 10 individuos adultos sanos de cada especie de estudio fue seleccionado y/o marcado cuando fue posible. A veces, la baja densidad de individuos en la población, o incluso el grado de amenaza de muchas de las especies, obligó a hacer el estudio teniendo en consideración a menos de 10 individuos. A la escala de un individuo en un mismo año, las diferencias entre ramas suelen ser muy escasas y sólo se

manifiestan de modo acusado cuando se producen fenómenos anómalos que afectan a una o pocas ramas. Sin embargo, el efecto de los herbívoros o de otros tipos de perturbación pueden modificar significativamente la fenología de las distintas ramas de un individuo (Leather, 2000). Por tanto, individuos que durante el periodo de estudio mostraron signos de perturbación como el consumo por herbívoros, fueron eliminados del seguimiento.

Tabla 1. Distribución de los ciclos de muestreo en el tiempo.

Año 2011			Año 2012								Ciclo muestreo	
O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	CICLO FENOLÓGICO 1
Año 2012			Año 2013									
O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	CICLO FENOLÓGICO 2

La presencia de una fenofase era marcada en la ficha fenomorfológica (Apéndice I) cuando se observaba en al menos un 5% de la población y así lo manifestaba al menos el 5% de la copa de las plantas. Cuando esta fenofase aparecía en menos de un 5% de la población, se consideró evento infrecuente (Castro-Díez & Montserrat-Martí, 1998; Castro Díez et al., 2003).

Las fenofases estudiadas se dividen en **vegetativas** (crecimiento del dolicoblasto (DVG) y del braquiblasto (BVG) y caída de hojas tanto del dolicoblasto como del braquiblasto (LSD y LSB)), y **reproductivas** (formación de yemas florales (FBF), floración (F), fructificación (FS) y dispersión (SD)). El estado de los órganos de las plantas se estudia en: ramas, yemas vegetativas y hojas, yemas florales, flores e inflorescencias, frutos e infrutescencias y semillas (tabla 2). Siguiendo las categorías de yemas existentes según Nitta & Ohsawa (1998), se ha identificado el tipo de yema de cada uno de los taxones estudiados.

Tabla 2. Fenofases reproductivas y vegetativas y órganos estudiados. Elaboración propia a partir de Orshan (1989).

FENOFASES		ÓRGANOS
Vegetativas		
Crecimiento vegetativo del dolicoblasto	DVG	Dolicoblastos no lignificados con hojas
Crecimiento vegetativo del braquiblasto	BVG	Dolicoblastos lignificados con hojas
Caída de hojas del dolicoblasto	LSD	Braquiblastos absolutos
Caída de hojas del braquiblasto	LSB	Braquiblastos relativos o parciales
Reproductivas		Roseta
Formación de yemas florales	FBF	Yema vegetativa apical
Floración	F	Yema vegetativa axilar
Fructificación	FS	Yema floral
Dispersión	SD	Flor o inflorescencia
		Fruto o infrutescencia
		Dispersión de fruto
		Materia muerta

La estimación o cuantificación de las diversas fenofases, depende del tipo de ecosistema que se esté estudiando y la metodología seguida para su estudio:

El **crecimiento** de los dos tipos básicos de ramas (DVG y BVG) se incluye en fenofases diferentes puesto que su desarrollo estacional es muy diferente (Orshan, 1989). Los tipos de ramas son los dolicoblastos y los braquiblastos (foto 1). Se entiende como **dolicoblasto** aquella rama que se elonga y desarrolla de modo normal en correspondencia con su ciclo anual, por tanto son las ramas largas de más de 3 cm. (Orshan, 1989). Los dolicoblastos suelen tener hojas y entrenudos mayores que los braquiblastos (Margaris, 1977; Margaris, 1981) y además sus hojas suelen ser más grandes, blandas, finas y productivas que las de los braquiblastos (Palacio, 2006). Se entiende por **braquiblasto** a la rama de elongación muy lenta, restringida o detenida, de entrenudos cortos y hojas más pequeñas, y por tanto son las ramas cortas que no exceden los 3 cm. (Orshan, 1989; Pérez Latorre, 1993).

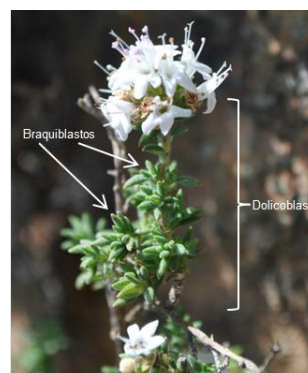


Foto 1. Ejemplo de ramas de tipo dolicoblasto (largas) y de tipo braquiblasto (cortas) en *Thymus baeticus*.

Existen dos tipos de braquiblastos: los **absolutos**, que apenas se alargan y su longitud generalmente es menor de 3 cm. y los **relativos** o **parciales** que muestran una moderada y limitada elongación (mayor de 3 cm.) (Orshan, 1963). Ambos tipos pueden ser permanentes, con una longitud determinada a su ciclo de vida, o temporales, que duran poco tiempo como tales, elongándose pronto a dolicoblastos. Suelen encontrarse en la parte baja de la planta para el caso de matorral mediterráneo. Debido a las reducidas dimensiones de muchas de las especies estudiadas en este trabajo, en ocasiones se consideró al braquiblasto como las ramas menores de 2 cm. siguiendo a Palacio (2006).

El crecimiento de este tipo de ramas (dolicoblastos y braquiblastos) comprende el crecimiento primario de los brotes vegetativos, desde que emergen las primeras hojas de las yemas brotadas o desde que inician el desarrollo visible las hojas protectoras del meristemo apical (en caso de yemas desnudas), hasta que termina el estiramiento del tallo y el desarrollo de las hojas superiores (Monserrat-Martí et al., 2004). Para su detección, se utilizó una lupa de campo. Pero, además, un aspecto conflictivo es valorar el desarrollo de las ramas cuando se produce a una tasa de crecimiento muy lenta, como ocurre en los braquiblastos de algunos caméfitos leñosos en épocas fenológicas desfavorables del año. Con objeto de intentar solventar este problema, para esta tesis se han establecido una serie de **intervalos de crecimiento**, usando los intervalos numéricos establecidos por Orshan (1986) pero aplicados para el carácter longitud de los tallos. Las categorías establecidas son:

- | | |
|------------|--------------|
| 1. <1 cm. | 5. 10-20 cm. |
| 2. 1-2 cm. | 6. 20-50 cm. |
| 3. 2-5 cm. | 7. >50 cm. |
| 4. 5-10 cm | |

La categoría “<1 cm.” no se considera verdadero crecimiento en cuanto que no hay elongación suficiente. El verdadero crecimiento se entiende como una elongación de la rama (serían todas las categorías de crecimiento establecidas a partir de la número 2), mientras que el crecimiento con un intervalo <1 cm. se trata de una **“formación de hojas”** (debida al brote de la yema; Lavender, 1991) que es considerada como el inicio de la fenofase y no es el principio real del desarrollo de la rama.

La **muerte y abscisión de las hojas de dolicoblastos y braquiblastos** (LSD y LSB) fue cuantificada por estimación visual, siguiendo a Monserrat et al. (2004), en

función de los porcentajes de hojas aparentemente senescentes (cambios en color, forma, textura), que están muy próximas a morir y ser desprendidas. Además, el estudio de esta fenofase durante varios años y en los diferentes tipos de ramas y posiciones de la planta, facilita la detección de la fenofase y permite conocer la edad de cada clase de hoja en los diferentes tipos de ramas y posiciones de la planta. Sin duda, el método más preciso de cuantificación tanto de la senescencia como de la abscisión foliar, es el seguimiento demográfico durante uno o más años de todos los elementos de varias ramas en un número suficiente de individuos de la población (Montserrat et al., 2004). Por ello, es el método que se ha tomado como base en este estudio.

El **desarrollo de yemas florales** (FBF) es una fenofase anterior a la floración (F). Las yemas florales, según Orshan (1989) son órganos visibles a simple vista. Sin embargo, para este estudio y debido al reducido tamaño de las plantas en cuestión, en ocasiones fue necesaria la lupa de campo y/o de laboratorio para poder detectar la presencia de este órgano.

La **floración** (F) se define como la presencia de flores en las plantas estudiadas, independientemente de la unidad floral que presenten (escapo, flor, inflorescencia). Para este estudio, se han definido una serie de **intervalos**, con objeto de medir el tiempo que está presente la fenofase en la planta en función del número de flores totales que presente en la inflorescencia simple o compuesta, ya que esta fenofase suele tener un pico. Son los siguientes:

- | | |
|-----------------|------------------|
| 1. 1 flor. | 4. 10-20 flores. |
| 2. 2-5 flores. | 5. 20-50 flores. |
| 3. 5-10 flores. | 6. > 50 flores. |

La **formación del fruto** (FS), que ocurre tras la floración, es el tiempo de desarrollo del fruto desde que el gineceo es fecundado hasta que el fruto está maduro y listo para la dispersión. Se detecta de manera visual cuando el ovario está hinchándose y hasta que empieza a perder el color verde y comienza su desecación (color marrón), que se corresponde con el grado de madurez en los frutos secos de las especies estudiadas.

La **dispersión** (SD) se entiende como la diseminación de diásporas, ya sean semillas, frutos, partes de fruto o infrutescencias, y se detecta de forma visual porque el fruto torna el color verde a un color marrón, se ha desecado y se abre, se cae o presenta las estructuras externas de dispersión preparadas.

Además de los pliegos testigos recolectados de cada especie de estudio, para el estudio fenomorfológico, en especial el estudio de los órganos, se llevó a cabo la recolección de un **herbario fenomorfológico** con muestras representativas del estado fenomorfológico de la planta estudiada en cada mes, recolectadas para ser estudiadas en el laboratorio. Cada muestra representativa, era observada en el laboratorio usando una lupa binocular, y era prensada y desecada, plastificada con una plastificadora, etiquetada y guardada, de forma que quedara un registro fenomorfológico mensual de cada planta estudiada para cada ciclo anual, que ha sido almacenado.

Las estaciones del ciclo anual quedan definidas de la siguiente manera (Orshan et al., 1989) en el Hemisferio Norte: (1) invierno: diciembre, enero y febrero; (2) primavera: marzo, abril y mayo; (3) verano: junio, julio, y agosto; (4) otoño: septiembre, octubre y noviembre.

2.3. Calendarios, patrones (fenológicos) e índices fenofásicos

A partir de los datos obtenidos, se elaboraron los **calendarios fenofásicos** de cada especie de las dos parcelas de muestreo, los cuáles describen el ciclo anual de las plantas y representan el momento en el que están activas/presentes las diferentes fenofases mes a mes. Estos calendarios se completan con una **descripción fenomorfológica** de cada planta, en la cual se explican más detalladamente los cambios producidos en los órganos y la estacionalidad de las fenofases.

Para caracterizar y comparar los patrones fenológicos de las especies estudiadas, se calcularon una serie de **índices** y **parámetros fenofásicos** para cada año de estudio y parcela de muestreo:

1.- **Periodo fenofásico activo de las especies (APS)** (Pérez-Latorre & Cabezudo, 2002). Se define como el número de meses por año en el cual las especies muestran actividad con respecto a las fases fenológicas que indican condiciones favorables y gasto de recursos/producción de biomasa. Se expresa como:

$$APS = t (DVG + BVG + FBF + F + FS)$$

El índice varía desde 1 (especies activas solo un mes) hasta 12 (especies activas todos los meses del año).

Estos valores se agruparon en clases siguiendo a Rodríguez-Gallego (2013): (1) actividad durante todo el año; (2) alto APS (9-11 meses con actividad); (3) APS medio (6-8 meses con actividad); (4) APS corto (< 6 meses con actividad).

Este mismo índice, puede ser usado a nivel de comunidad (APC) (Pérez-Latorre & Cabezudo, 2002) (ver capítulo 4 de esta memoria).

2.- Índice de actividad reproductiva/vegetativa de las especies (RVA) (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). Representa la relación entre la suma de meses de actividad reproductiva y la suma de meses con actividad vegetativa. Queda expresado de la siguiente manera:

$$RVA = t (FBF + F + FS) / t (DVG + BVG)$$

Este índice refleja las diferentes estrategias de las plantas con respecto al tiempo y los recursos gastados en los dos tipos de fases fenológicas. Un alto RVA ($RVA > 1$) indica que la especie emplea mucho tiempo y recursos en funciones reproductivas en detrimento de las vegetativas. Un $RVA < 1$ indica predominancia de fenofases vegetativas. Cuando RVA es 1, no hay predominancia de fenofases.

3.- Grado de superposición de fenofases reproductivas y vegetativas (PSI) (Castro Díez & Motserat-Martí, 1998). Se define según la siguiente fórmula:

$$PSI = \frac{t (DVG + FBF + F) \text{ (secuenciación)}}{[t (DVG) + t (FBF) + t (F)] \text{ (superposición)}}$$

donde t es el número de meses necesarios para completar la fenofase o fenofases indicado entre paréntesis. El índice varía entre 0.33 y 1. Altos valores del índice ($PSI \geq 0.6$), indican una organización secuencial de las principales fenofases (especies secuenciadoras); mientras que valores bajos ($PSI < 0.6$) se relacionan con un alto grado de solapamiento entre fenofases (especies solapadoras).

En ambiente mediterráneo, las especies arbóreas deben optimizar el desarrollo estacional de sus fenofases de crecimiento, superponiendo al máximo en el mejor periodo para el crecimiento (primavera) y desarrollando secuencialmente los órganos más protegidos en los periodos sub-óptimos. Las especies arbustivas no estarían tan sujetas a este estricto patrón. Las especies de matorral de baja altura, al no estar tan

condicionadas por el estrés climático, tienden a extender sus fenofases y por tanto a no solapar (Montserrat-Martí et al., 2011).

Desde una perspectiva funcional, DVG es la fenofase que requiere mayor inversión de recursos, es decir, agua, carbohidratos y nutrientes (Kummerow, 1983). Esta alta demanda de recursos seguramente es la causa de que los mayores esfuerzos de producción de ramas en las plantas leñosas mediterráneas se centren en la primavera, que es la estación óptima de producción fotosintética y existencia de agua edáfica y temperatura suave (Oechel & Lawrence, 1981; Floret et al., 1989). Sin embargo, esta hipótesis debe considerarse con precaución, ya que en otras zonas de clima mediterráneo y en las de clima tropical estacional es frecuente que la floración y el desarrollo de los dolicoblastos ocurran en la estación seca (Laguna, 1995). Por otra parte, el esfuerzo de producción de braquiblastos y dolicoblastos es muy variable según las especies (Montserrat Martí et al., 2004).

4.- **Patrón fenofásico (PPT)** (Pérez Latorre & Cabezudo, 2012). Es un índice relacionado con la coincidencia o no de la floración (junto con la prefloración) y el crecimiento vegetativo y de su posicionamiento (Montenegro et al., 1989; Pérez Latorre & Cabezudo, 2012). La competencia entre ambas fenofases por los recursos puede ser una de las fuerzas que gobiernan la evolución de los ciclos de vida (Castro-Díez & Montserrat-Martí 1998). Los patrones fenofásicos han sido tomados de los modelos descritos por Pérez Latorre & Cabezudo (2012): I, II y III (Tabla 3).

Tabla 3. Tipos de patrones fenofásicos. Elaborada a partir de Pérez Latorre & Cabezudo, 2012.

Tipos	Significado fenofásico
I	Floración y crecimiento coinciden (sincrónicos)
II	Primero florece y luego crece (asincrónicos)
III	Primero crece y luego florece (asincrónicos)

El crecimiento vegetativo se ha estimado como la elongación del dolicoblasto (DVG), cuando éste presentaba elongaciones de más de 1-2 cm., ya que a partir de este momento comienza a darse el verdadero crecimiento en biomasa de la rama. Cuando la planta no presentaba este órgano, se tomaba el crecimiento vegetativo del braquiblasto

(BVG), también cuando las elongaciones eran de 1-2 cm. como mínimo. Se ha considerado que dos fenofases coinciden cuando al menos el 66% del tiempo están coincidiendo.

Este índice se calculó teniendo en cuenta los datos de los dos años, y como no hubo diferencias entre los dos años de muestreo, para cada especie hay únicamente un dato.

5.- Estacionalidad fenofásica. Un dato importante es estudiar cuándo tiene lugar cada fenofase, y para ello se tomaron los datos de cada mes, y en cada parcela de estudio, y se calcularon los porcentajes de especies que estaban realizando las diferentes fenofases. Para su representación, se construyeron gráficos polares que representaban la incidencia de cada fenofase en cada momento del año, considerando a todas las especies juntas (Rodríguez-Gallego, 2013). Cada variable (fenofase) se representó con un rango de 0 (ninguna especie muestra la fenofase) a 100 (cuando todas las especies muestran la fenofase).

6.- Fenología de especies serpentinófitas vs indiferente edáficas. En este apartado se comprueba si existen diferencias fenológicas en los calendarios fenofásicos entre las especies serpentinófitas y afines (obligadas y subserpentinófitas siguiendo a Pérez Latorre et al., 2013) u otros magnesícolas (siguiendo a Mota et al., 2008) y las plantas que viven sobre las serpentininas pero que son indiferentes edáficas o que también pueden vivir sobre suelos silíceos.

2.4. Análisis estadístico

Se realizaron ANOVA's de dos vías mediante el software SIGMAPLOT 11.0, con objeto de testar las diferencias que podían existir en las medias de los índices fenofásicos APS, PSI y RVA debidas a la altitud, ya que se estudian dos parcelas a diferente altitud, y debidas a los diferentes años de muestreo, puesto que se han muestreado dos años. Las especies para las que sólo existen datos de un año de muestreo, fueron eliminadas de la matriz de datos. Las diferencias de las medias de PPT fueron analizadas mediante un ANOVA de una vía, ya que PPT es un índice que no mostró diferencias en los dos años de muestreo, por tanto, sólo se estudió si existían diferencias en las parcelas de estudio. Para todos los test, la homocedasticidad y

normalidad de los datos fueron testados previamente y no fue necesario realizar ninguna transformación a las variables.

3. Resultados

3.1. Descripciones fenomorfológicas

3.1.1. De los taxones estudiados en la Parcela Baja (PB)

Arenaria montana subsp. *intricata*

Mata herbácea, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano, y con dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. Los dolicoblastos crecen a partir de yemas apicales desnudas de dolicoblastos del año anterior y la elongación se produce desde enero hasta abril. Los braquiblastos crecen a partir de yemas axilares desnudas de los dolicoblastos, y su elongación se produce entre enero y abril. Luego detienen su crecimiento hasta el otoño. Las flores se desarrollan tanto en dolicoblastos como en braquiblastos.

Brachypodium retusum subsp. *retusum*

Mata herbácea, con desprendimiento basípeto de ramas, semidecidua de verano y con dos tipos de ramas. Durante una gran parte del año, la planta persiste con braquiblastos relativos formados a partir de la cepa basal. Al llegar abril, algunos de estos braquiblastos se elongan, a partir de una yema apical, dando lugar a dolicoblastos, que son los que florecen. No se desprende de las hojas durante el verano, sino que las hojas que mueren permanecen en el cuerpo de la planta.

Bupleurum acutifolium

Mata herbácea, con desprendimiento basípeto de ramas, semideciduo de verano y dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. El crecimiento de dolicoblastos se produce a partir de una yema apical desnuda del dolicoblasto del año anterior en los meses de primavera y los braquiblastos están localizados en la parte baja de la planta y se elongan después de la floración dando lugar a dolicoblastos. Estos últimos, detienen su crecimiento hasta el otoño.

Bupleurum rigidum subsp. *rigidum*

Mata herbácea árido-pasiva, con desprendimiento de tallos y dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. Los braquiblastos se elongan en los meses de junio y julio dando lugar a dolicoblastos y en ellos se producen las flores. Esta elongación tiene lugar a partir de las yemas apicales desnudas de los braquiblastos que se encuentran en la parte baja de la planta.

Carex distachya

Mata herbácea graminoides y cespitosa semidecídua de verano. Las hojas se encuentran en braquiblastos que se van elongando poco a poco mediante el desarrollo de hojas. En primavera, desarrolla un escapo en el ápice de estos braquiblastos, en el que se producen las flores. Las hojas no se caen de la planta, sino que se secan y permanecen sobre ella.

Cistus salviifolius

Mata leñosa, con desprendimiento basípeto de ramas, semidecídua de verano y con dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos; éstos últimos se desarrollan en las axilas de las hojas de los dolicoblastos a partir de yemas desnudas pero que están protegidas por las hojas de los dolicoblastos. Elongación de dolicoblastos de marzo a junio a partir de yemas apicales o axilares de los dolicoblastos de la última estación, que también son yemas desnudas protegidas u ocultas por las hojas. La elongación de braquiblastos se produce en abril a partir de yemas axilares de los dolicoblastos. Los braquiblastos están formando hojas durante prácticamente todo el año (excepto en la parada veraniega) y su elongación se produce antes de la floración. La floración se produce en dolicoblastos y en braquiblastos.

Digitalis obscura subsp. *laciniata*

Mata leñosa, con desprendimiento basípeto de ramas, semidecídua de verano y con dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. El crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas axilares desnudas en antiguos dolicoblastos que ya han florecido. La elongación se produce en la primavera. Los braquiblastos se encuentran en la parte baja de la planta, y su crecimiento se produce a partir de yemas axilares desnudas de hojas de los dolicoblastos que los protegen. Las flores se producen en los dolicoblastos.

Erica scoparia subsp. *scoparia*

Arbusto ericoide que sólo tiene un tipo de rama: dolicoblastos y con desprendimiento facultativo de parte de las hojas en el verano (semidecídúo de verano). El crecimiento de las ramas se produce a partir de yemas axilares de antiguos dolicoblastos, generando ramas laterales, y también a partir de yemas apicales en antiguos dolicoblastos. La elongación se produce en los meses de mayo, junio y julio. En este caso, las yemas de este taxón presentan una estructura de protección mayor que los anteriores taxones, yemas hipsofilarias según Nitta & Osawa (1996). Las flores se producen en los dolicoblastos del año anterior ya que la floración tiene lugar en los meses anteriores al crecimiento.

Euphorbia flavicoma subsp. *flavicoma*

Mata herbácea amfífita, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecídua de verano y con dos tipos de ramas. Para la forma camefítica, el crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas apicales desnudas en los dolicoblastos del año anterior y su elongación se

produce especialmente en primavera. El crecimiento de los braquiblastos se produce a partir de yemas axilares desnudas dispuestas en axilas de antiguas hojas de dolicoblastos y su elongación coincide con los meses de elongación de los dolicoblastos pero ésta es más corta en el tiempo. En la forma geófito, el crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas subterráneas (localizadas en el sistema radical) y el funcionamiento de los braquiblastos es el mismo. Las flores se desarrollan principalmente en inflorescencias apicales en los dolicoblastos.

Galium boissieranum

Mata herbácea amfífita, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y con dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. Para la forma camefítica, el crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas laterales desnudas en los dolicoblastos del año anterior y su elongación se produce especialmente en primavera. El crecimiento de los braquiblastos se produce a partir de yemas axilares dispuestas en antiguas hojas de dolicoblastos y su elongación coincide con los meses de elongación de los dolicoblastos. En la forma geófito, el crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas subterráneas (localizadas en el sistema radical) y el funcionamiento de los braquiblastos es el mismo. Las flores se producen en la parte apical de los dolicoblastos.

Genista hirsuta subsp. *lanuginosa*

Mata leñosa con desprendimiento de ramas acrópeto, decidua de verano y un solo tipo de ramas: braquiblastos. El crecimiento de nuevos braquiblastos se produce en primavera, y tiene lugar a partir de yemas vegetativas desnudas ubicadas en la cara abaxial de las espinas de braquiblastos del año anterior, en el órgano estipular, protegidas por densos pelos como ocurre en otras especies de la misma familia (*E. horridum*, Palacio & Montserrat-Martí, 2006b). Las flores se producen en la parte apical de estos nuevos braquiblastos.

Glandora prostrata subsp. *lusitanica*

Mata leñosa, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano con dos tipos de ramas: braquiblastos y dolicoblastos. Aunque sufre una muerte estacional de hojas en el verano, estas permanecen en la planta. El crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas axilares desnudas de hojas de dolicoblastos del año anterior, y además, a partir de estas yemas, también se producen braquiblastos. Ambos tipos de ramas no detienen su crecimiento en la estación del verano. Las flores se producen mayoritariamente en la parte apical de dolicoblastos aunque también se producen en la parte apical de algunos braquiblastos.

Halimium atriplicifolium subsp. *atriplicifolium*

Mata leñosa con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y dos tipos de ramas: braquiblastos y dolicoblastos. El crecimiento de dolicoblastos se produce a partir de yemas desnudas apicales en ramas antiguas de dolicoblastos y tiene lugar en la primavera. Las yemas

que dan lugar al crecimiento de los braquiblastos, están ubicadas en las axilas de hojas de dolicoblastos antiguos, se elongan en primavera y paran su crecimiento hasta el otoño. Las flores se producen en dolicoblastos y braquiblastos que se elongan en el momento previo a la floración.

Observación: Se ha detectado un cambio de color estacional de las hojas (desde tonalidades más grisáceas-cenicientas durante el invierno a tonalidades más verdosas en la primavera) que coincide en parte con la descripción que usó Rivas-Martínez (1978) para diferenciar una subespecie serpentinícola de la subespecie típica.

Lavandula stoechas

Mata leñosa, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y dos tipos de ramas: braquiblastos y dolicoblastos. El crecimiento de dolicoblastos se produce a partir de yemas apicales en dolicoblastos del año anterior y la elongación se concentra en los meses de abril, mayo y junio. Los braquiblastos crecen a partir de yemas dispuestas en las axilas de hojas de dolicoblastos, principalmente en primavera. Sus yemas son desnudas y tanto braquiblastos como dolicoblastos no detienen su crecimiento en el verano, sino que están formando hojas durante todas las estaciones (Orshan, 1972). No todos los braquiblastos elongan a dolicoblastos, algunos permanecen como tales alrededor de un año y posteriormente la planta se desprende de ellos. La floración se produce tanto en braquiblastos como en dolicoblastos.

Linum narbonense

Mata herbácea, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y sólo con dolicoblastos: sus ramas son de un crecimiento tan rápido, que no se les puede considerar braquiblastos. El crecimiento de sus ramas se produce a partir de yemas axilares desnudas, ubicadas en antiguos dolicoblastos que ya han perdido sus hojas. Este crecimiento se produce prácticamente durante todo el año, exceptuando una parada en la estación veraniega. La floración se produce en la parte apical de los dolicoblastos del mismo año.

Phlomis purpurea

Mata leñosa, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano, y dos tipos de ramas: braquiblastos y dolicoblastos. El crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas axilares desnudas protegidas por las hojas de antiguos dolicoblastos, y éste se produce fundamentalmente en primavera. La elongación de los braquiblastos se produce también en primavera, pero estos están creciendo lentamente (formación de hojas) durante casi todo el año, ya que tienen sólo una parada de un mes (agosto). Las flores se producen en la parte apical del dolicoblasto que se ha elongado en esa misma primavera.

Sanguisorba verrucosa

Mata herbácea, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano, con un único tipo de ramas: braquiblastos. Sus braquiblastos presentan un crecimiento muy ralentizado

durante todo el año excepto el momento de la prefloración y floración, que es cuando la planta forma el escapo en el que se desarrollarán las flores.

Staehelina baetica

Mata leñosa, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. La elongación de nuevos dolicoblastos se produce a partir de yemas axilares de antiguos dolicoblastos. Aunque esta elongación tiene lugar en los meses previos a la floración, los dolicoblastos no detienen su crecimiento, sino que tienen un crecimiento o formación de hojas a lo largo de todo el año. Los braquiblastos, que se originan a partir de yemas axilares desnudas en hojas de antiguos dolicoblastos, tienen también un crecimiento continuado a lo largo de todo el año. La inflorescencia se produce en la parte apical de dolicoblastos y braquiblastos. No se desprende de las hojas durante el verano, sino que las hojas que mueren permanecen en el cuerpo de la planta.

Teucrium reverchonii

Mata herbácea, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. El crecimiento de dolicoblastos se produce a partir de yemas desnudas ubicadas en las axilas de las hojas de antiguos dolicoblastos y se concentra mayoritariamente en los meses previos a la floración aunque su crecimiento no se detiene a lo largo de todo el ciclo anual. Los braquiblastos se producen en axilas desnudas de las hojas de dolicoblastos del año anterior. Las flores se producen en la parte apical de dolicoblastos.

Ulex baeticus subsp. *baeticus*

Arbusto espinescente con desprendimiento de ramas acrópeto y un solo tipo de ramas: dolicoblastos. El crecimiento de los dolicoblastos o ramas fotosintéticas se produce a partir de yemas axilares ubicadas en la cara adaxial de espinas en ramas del año anterior, entre los meses de marzo a mayo. Las ramas nuevas se producen una vez que ha tenido lugar la floración, y ésta se produce en las ramas del año anterior. Lignificación de las ramas formadas en primavera de agosto a octubre, una vez que la planta ha terminado completamente la dispersión del fruto y desprendimiento de ramas viejas en la parte baja de la planta.

3.1.1. De los taxones estudiados en la Parcela Alta (PA)

Alyssum serpyllifolium subsp. *malacitanum*

Mata herbácea, con desprendimiento basípeto de ramas, semidecidua de verano y con dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. El crecimiento de los dolicoblastos se produce principalmente a partir de yemas desnudas axilares de hojas de dolicoblastos antiguos, aunque también existe crecimiento de los dolicoblastos a partir de yemas apicales desnudas. La elongación se concentra en los meses previos a la floración (primavera), pero los dolicoblastos están creciendo durante todo el año. Lo mismo ocurre con los braquiblastos, que están creciendo

ininterrumpidamente durante todo el año, aunque su elongación se concentra en abril y mayo a partir de yemas desnudas. La floración se produce mayoritariamente en la parte apical de los dolicoblastos, y también los braquiblastos relativos pueden florecer.

Armeria colorata

Mata herbácea, con desprendimiento periódico de hojas (semidecudia de verano) y un único tipo de rama: braquiblastos. El crecimiento de los braquiblastos se produce a partir de yemas apicales desnudas de éstos, con un crecimiento muy lento (formación de hojas) distribuido a lo largo de todo el año, exceptuando el verano y los primeros meses de otoño si éste es poco lluvioso. Las flores se producen en escapos, los cuales se desarrollan antes de la prefloración (marzo).

Brachypodium retusum subsp. *retusum*

Mata herbácea, con desprendimiento basípeto de ramas, semidecudia de verano y dos tipos de ramas. Durante una gran parte del año, la planta persiste con braquiblastos relativos formados a partir de la cepa basal, pero al llegar mayo, algunos de estos braquiblastos se elongan, a partir de una yema apical, dando lugar a dolicoblastos, que son los que florecen. No se desprende de las hojas durante el verano, sino que las hojas que mueren, permanecen en el cuerpo de la planta.

Carex distachya

Mata herbácea graminoide, semidecudia de verano y cespitosa. Las hojas se encuentran en braquiblastos, que se van elongando poco a poco mediante el desarrollo de hojas. En primavera, desarrolla un escapo en el ápice de estos braquiblastos, en el que se producen las flores. Las hojas no se caen de la planta, sino que éstas se secan y permanecen sobre ella.

Centaurea haenseleri

Mata herbácea, árido-pasiva sólo con braquiblastos (en agosto-septiembre desaparece la parte aérea). Cuando llega el otoño, los braquiblastos comienzan a formarse desde la parte subterránea del tallo cercana a la superficie y van creciendo lentamente hasta la primavera, que es cuando se produce la pequeña elongación que va a permitir la floración.

Cistus populifolius subsp. *major*

Arbusto perennifolio, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecudia de verano, con predominancia de dolicoblastos frente a braquiblastos, que normalmente son escasos y se ubican en la parte baja de la planta. El crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir alguna de las yemas apicales ubicadas en los dolicoblastos del año anterior. El resto de yemas apicales son las que dan lugar a la floración. Sus yemas, al igual que en *Erica scoparia* subsp. *scoparia* no son yemas desnudas, sino que son yemas con escamas. El crecimiento de dolicoblastos y braquiblastos se produce después de la fenofase de floración.

Cistus salviifolius

Mata leñosa, con desprendimiento basípeto de ramas, semidecidua de verano y con dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos; éstos últimos se desarrollan en las axilas de las hojas de los dolicoblastos. Elongación de dolicoblastos de mayo a junio a partir de yemas desnudas apicales o axilares de los dolicoblastos de la última estación. La elongación de braquiblastos se produce en mayo-junio a partir de yemas desnudas axilares de los dolicoblastos. Los braquiblastos están formando hojas durante prácticamente todo el año y su elongación se produce antes de la floración. La floración se produce en dolicoblastos y en braquiblastos.

Erica scoparia subsp. *scoparia*

Arbusto ericoide que sólo tiene un tipo de rama: dolicoblastos y se desprende facultativamente de parte de las hojas en el verano (semidecidua de verano). El crecimiento de las ramas se produce a partir de yemas axilares de antiguos dolicoblastos, generando ramas laterales y también yemas apicales en antiguos dolicoblastos. La elongación se produce en los meses de mayo, junio y julio. Sus yemas son hipsofilarias. Las flores se producen en los dolicoblastos del año anterior.

Euphorbia flavicoma subsp. *flavicoma*

Mata herbácea amffita, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y con dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. Para la forma camefita, el crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas desnudas apicales en los dolicoblastos del año anterior y su elongación se produce especialmente en primavera. El crecimiento de los braquiblastos se produce a partir de yemas desnudas axilares dispuestas en antiguas hojas de dolicoblastos y su elongación coincide con los meses de elongación de los dolicoblastos pero ésta es más corta en el tiempo. En la forma geófito, el crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas subterráneas y el funcionamiento de los braquiblastos es el mismo que en la forma caméfita. Las flores se desarrollan principalmente en inflorescencias apicales en los dolicoblastos.

Fumana thymifolia

Mata leñosa, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y con dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. El crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas desnudas axilares dispuestas en hojas de dolicoblastos del año anterior y la elongación de los mismos se concentra en los meses de mayo y junio, coincidiendo con la prefloración y floración. El crecimiento de los braquiblastos se produce a partir de yemas axilares desnudas de hojas dispuestas en los dolicoblastos y también coincide con la floración y la prefloración. Las flores se producen en dolicoblastos en su parte apical. Durante el verano tan solo existen hojas en los braquiblastos por desprendimiento casi total de las hojas de dolicoblastos.

Galium boissieranum

Mata herbácea amfífita, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y con dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. Para la forma camefítica, el crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas apicales desnudas en los dolicoblastos del año anterior y su elongación se produce especialmente en primavera. El crecimiento de los braquiblastos se produce a partir de yemas axilares desnudas dispuestas en antiguas hojas de dolicoblastos y su elongación coincide con los meses de elongación de los dolicoblastos. En la forma geófito, el crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas subterráneas y el funcionamiento de los braquiblastos es el mismo. Las flores se producen en la parte apical de los dolicoblastos.

Genista hirsuta subsp. lanuginosa

Mata leñosa con desprendimiento de ramas acrópeto, decidua de verano, y un solo tipo de ramas: braquiblastos. El crecimiento de nuevos braquiblastos se concentra en mayo-junio, y tiene lugar a partir de yemas vegetativas ubicadas en las caras abaxiales de las espinas de braquiblastos del año anterior, en el órgano estipular, protegidas por densos pelos. Las flores se producen en la parte apical de estos nuevos braquiblastos.

Genista triacanthos

Mata leñosa. Caméfita fruticoso, con desprendimiento parcial de hojas (semidecidua de verano) y dos tipos de ramas: braquiblastos y dolicoblastos. El crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas apicales desnudas ubicadas en dolicoblastos del año anterior. El crecimiento de braquiblastos se produce a partir de yemas axilares desnudas ubicadas en las espinas de las hojas. La elongación de los dos tipos de ramas se concentra en los meses de la floración (marzo, abril, mayo). Las flores se producen mayoritariamente en los braquiblastos aunque algún dolicoblasto puede florecer.

Glandora prostrata subsp. lusitanica

Mata leñosa, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano, con dos tipos de ramas: braquiblastos y dolicoblastos. Aunque sufre una muerte estacional de hojas en el verano, estas permanecen secas en la planta. El crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas axilares desnudas de hojas de dolicoblastos del año anterior, y además, a partir de estas yemas, también se producen braquiblastos. Ambos tipos de ramas no detienen su crecimiento en la estación del verano. Las flores se producen mayoritariamente en la parte apical de dolicoblastos aunque también se producen en la parte apical de algunos braquiblastos.

Halimium atriplicifolium subsp. atriplicifolium

Mata leñosa con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y dos tipos de ramas: braquiblastos y dolicoblastos. El crecimiento de dolicoblastos se produce a partir de yemas

apicales en ramas antiguas de dolicoblastos y se concentra en los meses de mayo, junio y julio. Las yemas que dan lugar al crecimiento de los braquiblastos, están ubicadas en las axilas de hojas de dolicoblastos antiguos, se elongan en primavera y paran su crecimiento hasta el otoño. Las flores se producen en dolicoblastos y braquiblastos que se han elongado en el momento previo a la floración.

Lavandula stoechas

Mata leñosa, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y dos tipos de ramas: braquiblastos y dolicoblastos. El crecimiento de dolicoblastos se produce a partir de yemas apicales desnudas en dolicoblastos y braquiblastos del año anterior y la elongación se concentra en los meses de abril y mayo. Los braquiblastos crecen a partir de yemas desnudas dispuestas en las axilas de hojas de dolicoblastos, en los mismos meses que los dolicoblastos. Sin embargo, tanto braquiblastos como dolicoblastos no detienen su crecimiento en el verano, sino que están formando hojas durante todas las estaciones. La floración se produce tanto en braquiblastos como en dolicoblastos.

Linum catharticum

Mata herbácea, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. Aunque sufre una muerte estacional de hojas en el verano, éstas permanecen secas en la planta. El crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas desnudas axilares dispuestas en hojas de antiguos dolicoblastos, en los meses previos a la floración. El funcionamiento de los braquiblastos es similar. La floración se produce en la parte apical de los dolicoblastos del mismo año, que han sido los que se han elongado previamente.

Sanguisorba verrucosa

Mata herbácea, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano, con un tipo de ramas: braquiblastos. Estos braquiblastos presentan un crecimiento muy ralentizado durante todo el año excepto el momento de la prefloración y floración (abril y mayo), que es cuando la planta forma el escape en el que se desarrollarán las flores.

Stachys baetica

Mata leñosa, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecidua de verano y dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. La elongación de dolicoblastos se produce a partir de yemas axilares desnudas de antiguos dolicoblastos. Esta elongación ocurre en el mes previo a la floración (mayo), y puede haber años en los que los dolicoblastos detengan su crecimiento y años en los que no lo detienen en todo el año. Lo mismo ocurre con los braquiblastos. La inflorescencia se produce en la parte apical de dolicoblastos y braquiblastos.

Thymus baeticus

Mata leñosa, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecdua de verano, y dos tipos de ramas: dolicoblastos y braquiblastos. El crecimiento se produce a partir de yemas axilares desnudas en antiguos dolicoblastos y éste se concentra en los meses previos a la floración. El crecimiento de los braquiblastos se concentra también en los mismos meses y se produce a partir de yemas axilares desnudas dispuestas en los braquiblastos que están alojados en los antiguos dolicoblastos. La floración se produce principalmente en la parte apical de los dolicoblastos.

Ulex baeticus subsp. *baeticus*

Arbusto espinescente con desprendimiento de ramas acrópeto y un solo tipo de ramas: dolicoblastos. El crecimiento de los dolicoblastos o ramas fotosintéticas se produce a partir de yemas axilares ubicadas en la cara adaxial de espinas en ramas del año anterior, entre los meses de marzo a junio. Las ramas nuevas se producen una vez que ha tenido lugar la floración, y ésta se produce en las ramas del año anterior.

3.1.3. De los taxones estudiados fuera de las parcelas PB y PA

Genista hirsuta subsp. *lanuginosa* (población sobre gneis, no serpentinícola)

Mata leñosa con desprendimiento de ramas acrópeto, decidua de verano y a diferencia de los individuos que se desarrollan sobre serpentinicas, los desarrollados sobre gneis tienen dos tipos de ramas: braquiblastos y dolicoblastos. El crecimiento de nuevos dolicoblastos se concentra en febrero-marzo y tiene lugar a partir de yemas vegetativas desnudas ubicadas en la cara abaxial de las espinas de braquiblastos del año anterior, en el órgano estipular, protegidas por densos pelos. El crecimiento de los braquiblastos, que se concentra en enero, febrero y marzo, se origina a partir de yemas axilares desnudas ubicadas en antiguos dolicoblastos. Las flores se producen en la parte apical de los nuevos dolicoblastos.

Euphorbia flavicoma subsp. *bermejense*

Mata pulviniforme, con desprendimiento de ramas basípeto, semidecdua de verano y dos tipos de ramas: braquiblastos y dolicoblastos. El crecimiento de los dolicoblastos se produce a partir de yemas apicales desnudas en los dolicoblastos del año anterior y su elongación tiene lugar especialmente en primavera. El crecimiento de los braquiblastos se produce a partir de yemas axilares desnudas dispuestas en antiguas hojas de dolicoblastos y su elongación coincide con los meses de elongación de los dolicoblastos pero esta elongación es más corta en el tiempo. Las flores se desarrollan principalmente en inflorescencias apicales en los dolicoblastos.

3.2. Calendarios fenofásicos

En el Apéndice II (A y B), se pueden ver los calendarios fenofásicos de cada una de las especies estudiadas tanto en la PB como en la PA, respectivamente.

3.2.1. Calendarios de los taxones de la Parcela Baja (PB)

De los calendarios de las plantas estudiadas, se deducen determinados patrones fenológicos generales, como por ejemplo la presencia de una **parada fenofásica** que coincide con el **verano**. Esta parada estacional la presentan prácticamente todas las especies, excepto *Lavandula stoechas*, *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, *Staehelina baetica* y *Teucrium reverchonii*, que son taxones que no detienen su crecimiento a lo largo del ciclo anual, ya que sus ramas siempre están o creciendo o formando hojas.

Otro patrón a destacar es la presencia de un fenómeno, que fue descrito por Pérez Latorre et al. (2007), que es la **dispersión detenida** o “retained dispersion”. Consiste en que, plantas que tienen sus frutos maduros y listos para iniciar la dispersión, los retienen algún tiempo en sus cálices o en otras estructuras florales. Ésta tiene lugar en taxones como *Cistus salviifolius*, *Digitalis obscura* subsp. *laciniata* y *Phlomis purpurea*. En el resto de taxones, la dispersión tuvo lugar inmediatamente tras la fructificación.

Otro fenómeno generalizado en las plantas de ecosistemas mediterráneos es la **caída facultativa de hojas** coincidiendo con la parada fenofásica del **verano**, considerándose por tanto plantas **semidecíduas de verano**. Prácticamente todos los taxones estudiados se desprenden de algunas de sus hojas en esta época, aunque para este estudio se ha observado que taxones como *Brachypodium retusum* subsp. *retusum*, *Carex distachya*, *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* y *Staehelina baetica* no se desprenden de las hojas, sino que algunas de sus hojas mueren pero permanecen en el cuerpo de la planta. Patrones más concretos son los de *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, que se desprende de todas las hojas y *Ulex baeticus* subsp. *baeticus*, que, al no tener hojas, se desprende de algunas ramas.

La climatología (ver capítulo “Área y taxones de estudio”) ha podido influir también generando determinados patrones como por ejemplo en el crecimiento, que se ve influenciado negativamente por la falta de agua en el suelo en la mayoría de los taxones estudiados, muy especialmente en el primer año de estudio. Además, en determinadas ocasiones las fenofases de crecimiento en el segundo año estuvieron activas durante más tiempo que en el primero.

Además de la existencia de patrones generales, se observan varias estrategias morfológicas-fenológicas diferentes, que son comentadas a continuación:

La mayoría de las plantas presentan **dimorfismo estacional**, y por tanto varían su aspecto a lo largo del año. Los braquiblastos suelen ser los órganos más activos en cuanto a crecimiento se refiere, aunque las mayores elongaciones se producen en los dolicoblastos. El crecimiento de estos últimos se produce prácticamente todos los meses (mayoritariamente “formando hojas”), exceptuando la parada generalizada que se produce durante el verano, pero la mayoría de las plantas producen las acometidas más importantes de crecimiento en la primavera. El tiempo de crecimiento de los braquiblastos es más amplio que el de los dolicoblastos y éstos también suelen detener, en menor medida que los dolicoblastos, su crecimiento durante el verano. Coincide que la mayoría de las plantas estudiadas presentaba **yemas desnudas** a excepción de *Ulex baeticus*, *Genista lanuginosa*, *Erica scoparia* subsp. *scoparia* y *Cistus populifolius* subsp. *major*, que presentaron yemas desnudas pero con órganos protectores no especializados, como pelos o bases foliares. La duración de la parada estacional es diversa, y se observa una parada de mayor duración en las especies de camefitos herbáceos (por ejemplo *Carex distachya*, *Brachypodium retusum* subsp. *retusum*, *Euphorbia flavicoma* subsp. *flavicoma*, *Bupleurum acutifolium*, *Galium boissierianum*, *Linum narbonense*, *Sanguisorba verrucosa*) frente a las camefitas fruticasas y sufrutices (*Cistus salviifolius*, *Phlomis purpurea* por ejemplo).

La mayoría de las plantas forman sus **yemas florales** en primavera, pero hay plantas que las forman durante el invierno y su floración se produce también en invierno como *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* o *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*. Otras como *Erica scoparia* subsp. *scoparia*, comienzan a formar sus yemas florales en otoño y su floración no se produce hasta la primavera siguiente. La duración de la prefloración suele ser de más de un mes en la mayoría de las especies, pero hay taxones como *Arenaria montana* subsp. *intricata*, *Brachypodium retusum*, *Bupleurum rigidum* subsp. *rigidum*, *Carex distachya* o *Euphorbia flavicoma* subsp. *flavicoma*, donde la prefloración solo dura un mes y, en ocasiones, en ese mismo mes se produce la floración.

La **floración** suele producirse en torno a la primavera-comienzos del verano (excepto en *Glandora* y *Ulex* que es más temprana) y en la mayoría de las especies esta fenofase dura más de un mes. La **fructificación** suele producirse en verano, aunque en

Ulex baeticus subsp. *baeticus* se produce en invierno-primavera. En *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, a pesar de tener prefloración y floración invernales, la fructificación se produce en primavera-verano.

La mayoría de las especies **dispersa** sus frutos en verano, a excepción de las especies con dispersión detenida señalas anteriormente.

3.2.2. Calendarios de los taxones de la Parcela Alta (PA)

En cuanto a las tendencias fenológicas generales, también se detecta **una parada fenológica en el verano**, pero en este caso se observa que hay determinadas plantas en las que su actividad también está detenida en algunos **meses invernales**. Éstas son *Galium boissierianum*, *Cistus populifolius* subsp. *major* y *Erica scoparia* subsp. *scoparia* en menor medida. Por otro lado, en esta parcela existe una especie del tipo árido-pasiva (*Centaurea haenseleri*), lo que significa que la parte aérea de dicha planta desaparece por completo en el verano.

La **dispersión detenida** se detectó en *Cistus salviifolius* (igual que en la PB) y en *Cistus populifolius* subsp. *major*.

La estrategia generalizada por las plantas de esta parcela es la de ser **semidecíduas de verano**, igual que en PB. Pero *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* se desprende de todas las hojas y *Ulex baeticus* subsp. *baeticus*, al no tener hojas, se desprende de algunas ramas. *Carex distachya*, *Brachypodium retusum* subsp. *retusum*, *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* y *Stachelina baetica* no se desprenden de las hojas en el verano, sino que se produce una muerte facultativa de sus hojas pero éstas permanecen en el cuerpo de la planta. A estos taxones hay que añadir *Linum carratricense*, que también mantiene las hojas secas en el cuerpo de la planta pasado el verano.

El efecto **fenológico-climático** detectado fue el mismo que en PB, es decir, el retraso de las lluvias durante el primer año de muestreo demoró el comienzo de las fenofases de crecimiento en muchos de los taxones estudiados y, además, las fenofases de crecimiento en el segundo año estuvieron activas durante más tiempo.

La mayoría de las especies forman **yemas florales** en la primavera-comienzos del verano y, por tanto, su floración suele ser mayoritariamente en verano. *Ulex baeticus*

subsp. *baeticus* forma sus yemas durante el otoño e invierno, pero su floración no tiene lugar hasta la primavera.

La mayoría de las plantas **florece** a finales de primavera-inicios del verano. *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* es la única que forma sus yemas florales y florece durante el invierno.

La mayoría de las plantas presentan **dimorfismo estacional** y suelen tener más activos los braquiblastos, en cuanto a lo que crecimiento se refiere, aunque las mayores elongaciones se producen en las ramas de los dolicoblastos. El crecimiento de estos últimos se produce prácticamente todos los meses, exceptuando la parada generalizada que se produce durante el verano y, en ocasiones, durante el invierno, pero la mayoría de las plantas produce las elongaciones más significativas en la primavera-comienzos del verano (en ocasiones puede llegar hasta julio).

3.2.3. Calendarios para un mismo taxón en ambas parcelas (PB y PA): diferencias altitudinales

Atendiendo a los calendarios fenológicos de los taxones que existen tanto en la PB como en la PA, se observa que existe de forma generalizada un cierto retraso (de uno o dos meses) en la fenofase de floración en la PA, especialmente en las plantas que son caméfitas sufruticosas como *Cistus salviifolius*, *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, *G. prostrata* subsp. *lusitanica*, *Halimium atriplicifolium*, *Lavandula stoechas*, *Stachelina baetica*, y *Ulex baeticus* subsp. *baeticus*. Sin embargo, las plantas camefíticas herbáceas como *Brachypodium retusum* subsp. *retusum*, *Carex distachya*, *Euphorbia flavicoma* subsp. *flavicoma* y *Galium boissieranum* no mostraron estas diferencias. De entre las camefíticas herbáceas, sólo *Sanguisorba verrucosa* mostró retraso en la floración en la PA con respecto a PB.

3.3. Comparación estadística temporal y espacial-bioclimática de los Índices fenofásicos

Los índices calculados (Apéndice III) y comparados reflejan que apenas existen diferencias debidas a la altitud o al año de muestreo en las medias de los índices fenofásicos, y si las hubo, en todos los casos fueron debidas a la altitud y no al año de muestreo.

1.- APS (Actividad Fenofásica de las Especies)

El test de ANOVA indicó que el APS difirió significativamente en función de la altitud ($F = 4.935$, $P = 0.029$). No obstante, pesar de que los valores de APS para el segundo año de muestreo fueron un poco superiores, las diferencias entre años de estudio no fueron significativas ($F = 3.95$, $P = 0.05$). Tampoco la interacción entre los dos factores (año climatológico y altitud) fue significativa ($F = 0.342$, $P = 0.56$).

Para las dos parcelas de estudio y los dos años de muestreo de cada una (fig. 1), el APS mejor representado es el de la categoría 2 (entre 9-11 meses de actividad) a excepción del primer periodo para PA donde fue igual de predominante la categoría 2 y la 3 (entre 6-8 meses de actividad).

Los valores de APS más bajos fueron obtenidos por *Cistus populifolius* subsp. *major* (categoría 4), y los más elevados (categoría 1) fueron obtenidos por *Lavandula stoechas*, *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* y *Staehelina baetica* de PB y PA (sólo *Staehelina* en el primer año de muestreo obtuvo un APS menor), *Teucrium reverchonii* de PB, y *Alyssum serpyllifolium* subsp. *malacitanum* de PA. Algunas especies, obtuvieron un valor de APS diferente en función del año de muestreo (mayor valor de APS en el segundo año frente al primero) en las dos parcelas de estudio, como *Brachypodium retusum* subsp. *retusum*, *Carex distachya*, *Genista triacanthos*, *Thymus baeticus*, *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* y *Erica scoparia* subsp. *scoparia*.

2.- RVA (actividad reproductiva/vegetativa)

El test estadístico ANOVA indicó que no existen diferencias significativas en RVA debidas a la altitud o al año de muestreo ($F = 0.351$, $P = 0.351$; $F = 0.00138$, $P = 0.97$). Tampoco se detectó interacción entre los dos factores ($F = 0.178$, $P = 0.674$). Tanto en PB como en PA, hubo una mayor predominancia de especies con bajo RVA: que emplean más tiempo y recursos en funciones vegetativas en detrimento de las funciones reproductivas (fig. 1). En PB, solo *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* manifestó mayor predominancia por las fenofases reproductivas (RVA medio de los dos años = 1.55) y también la manifestó en la PA (RVA medio de los dos años = 2.33). En PA, *Brachypodium retusum* subsp. *retusum* (RVA medio de los dos años = 1.25) y *Erica scoparia* subsp. *scoparia* (RVA medio de los dos años = 1.01) manifestaron predominancia de fenofases reproductivas. El resto de especies, presentó preponderancia de fenofases vegetativas.

3.- PSI (solapamiento de fenofases)

PSI no difirió significativamente en función de la altitud ($P = 0.687$, $F = 0.163$) o el año de muestreo ($P = 0.51$, $F = 0.439$). Tampoco se detectó interacción entre la altitud y la parcela de estudio ($F = 1.335$, $P = 0.252$). Los valores de PSI variaron entre 0.4 y 1 y la mayoría de las especies mostraron la estrategia de secuenciación ($PSI \geq 0.6$) de fenofases (fig. 1; 85% de especies en PB; 88 % para PA). Sólo siguieron la estrategia de solapamiento *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, sobre gneis, y *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* en PB ya que en PA se comportó como secuenciadora. *Lavandula stoechas* en PB para el primer año de muestreo mostró ser secuenciadora ($PSI = 0.63$) y en el segundo año solapadora ($PSI = 0.55$) aunque con escasa diferencia en el valor del índice, y en P A siempre se comportó como solapadora. *Fumana thymifolia* también siguió la estrategia de solapamiento de fenofases ($PSI = 0.45$ para el primer año y 0.6 para el segundo). Hubo especies como *Erica scoparia* subsp. *scoparia*, que en un año de muestreo mostró la estrategia de secuenciación y el segundo año el solapamiento de fenofases, coincidiendo este año con el año en que floreció.

4.- PPT (patrón fenofásico)

El test de student indicó que había diferencias significativas entre las medias de PB y PA ($t = 5.574$, 42 g. l, $P = <0.001$) debidas a la altitud (parcela de estudio). En ambas parcelas de estudio (fig. 1), el tipo I (especies con fenofases sincrónicas, donde la floración y el crecimiento coinciden) fue el más predominante (55% en PB y 61% en PA). Seguidamente, el tipo III (especies que primero crecen y luego florecen) con un 40% en PB y 28.6 % en PA. Por último, un 5% y 9.5 % presentaron la estrategia tipo II (especies que primero florecen y luego crecen) en PB y PA respectivamente.

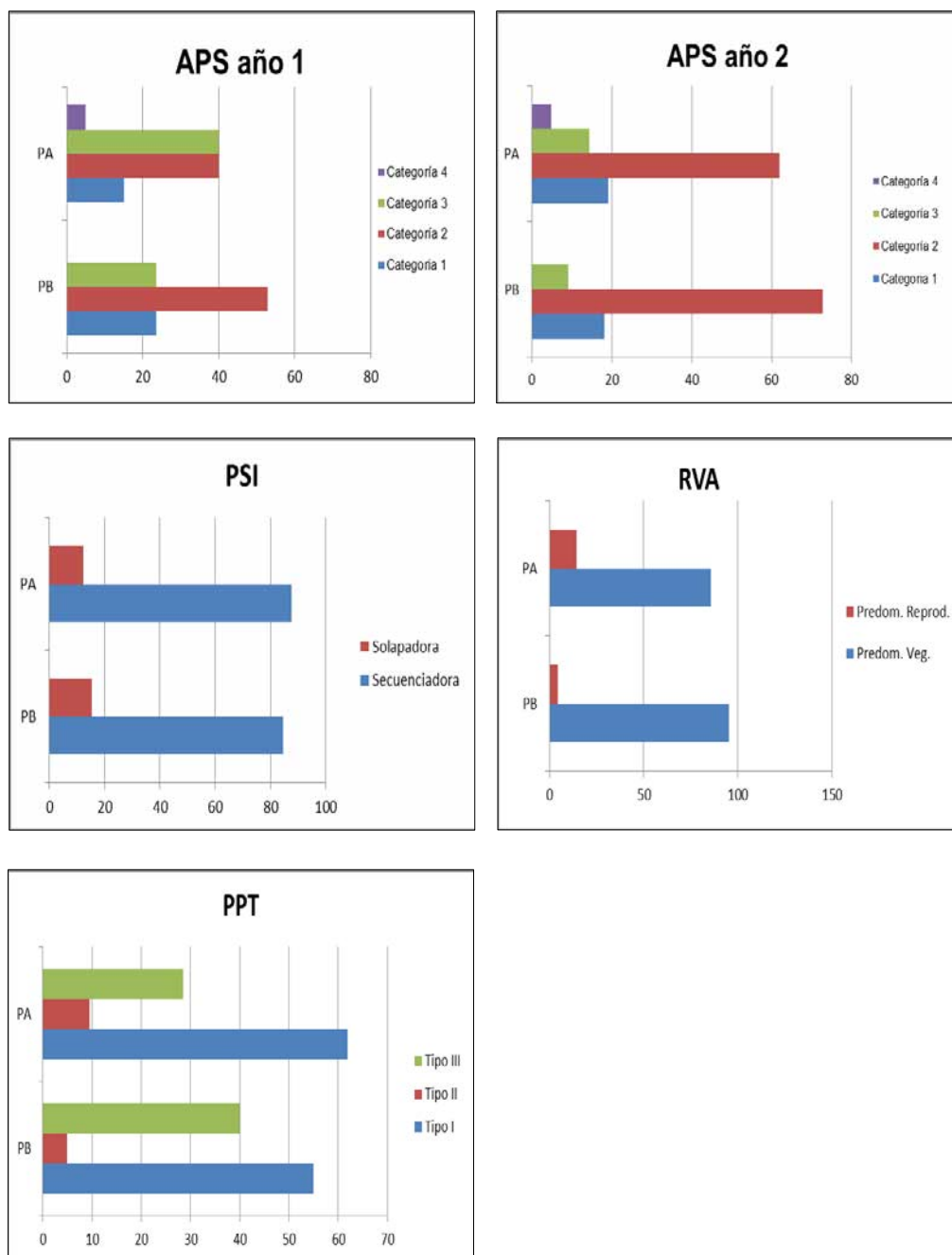


Figura 1. Índices fenofásicos. Porcentaje de especies en cada una de las categorías definidas para los diferentes índices fenofásicos para cada parcela de estudio. (APS) Periodo fenofásico activo de las especies, (PSI) Grado de superposición de fenofases

reproductivas y vegetativas, (RVA) Índice de actividad reproductiva/vegetativa de las especies, (PPT) Patrón fenofásico.

5. - Distribución de las fenofases a lo largo del año

Para ambas parcelas de estudio (figs. 2 y 3), las fenofases vegetativas ocurren casi todo el año, concentrándose la mayor actividad fenofásica en la primavera y con una parada fenológica en los meses de verano. Por tanto, el período de menor actividad vegetativa es el verano, aunque como se señaló anteriormente, hay especies que no tienen esta parada estacional de crecimiento ni en DVG ni en BVG.

Crecimiento

DVG y BVG se producen prácticamente a lo largo de todo el año (y con altos porcentajes desde noviembre hasta julio), es decir, los dolicoblastos y braquiblastos están activos durante casi todo el año, exceptuando la parada que se produce en la estación veraniega y que, aun disminuyendo mucho la tasa de crecimiento, no llega a hacerse cero. Sin embargo, se detectaron plantas como *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, *Lavandula stoechas*, *Stachelina baetica* (sólo en el segundo año de muestreo tuvo parada), *Teucrium reverchonii* y *Alyssum serpyllifolium* subsp. *malacitanum*, que no mostraron parada estacional de crecimiento ni en DVG ni en BVG, en ningún momento del año.

DVG comenzó su desarrollo en el mes de noviembre para el primer año de muestreo, en ambas parcelas de estudio, mientras que para el segundo año de muestreo este desarrollo empezó un mes antes. Lo mismo ocurrió con BVG, si bien el porcentaje de especies con crecimiento en el braquiblasto fue siempre mayor que el de especies con DVG, exceptuando los meses de verano (julio, agosto y septiembre), en los que los porcentajes son iguales para ambas fenofases.

En el segundo año de muestreo, tanto en PB como en PA, el crecimiento vegetativo comenzó antes, coincidiendo con el momento de mayor contenido de humedad en el suelo, ya que este año fue más lluvioso (ver capítulo "Área y taxones de estudio"). Los valores más altos (mayor de un 60 %) de especies en crecimiento (tanto de dolicoblastos como de braquiblastos) en PB se concentraron en invierno-primavera y duraron hasta

comienzos de verano, con un máximo en el mes de mayo. Sin embargo, en PA los valores altos de BVG comienzan a producirse en los meses de invierno, pero los altos valores de DVG no comienzan a darse hasta el mes de abril.

Si diferenciamos entre la elongación verdadera y la “formación de hojas” (crecimientos por debajo de 1 cm. de longitud), o actividad del dolíoblasto o del braquiblasto, la verdadera elongación de los braquiblastos y dolíoblastos en la PB se produjo en el mes de mayo, coincidiendo con la elongación de los braquiblastos en la PA. Sin embargo, la elongación de los dolíoblastos en PA se retrasó un mes con respecto a PB ya que se concentra especialmente en el mes de junio.

Caída de hojas

LSD y LSB se concentraron en los meses de julio, agosto y septiembre principalmente, coincidiendo con la parada fenológica del crecimiento.

Prefloración

Para la PB, las fenofases reproductivas comenzaron a activarse a partir del mes de febrero, y para PA dicha activación no tuvo lugar hasta el mes de abril. FBF es fundamentalmente primaveral. Comenzó a desarrollarse en febrero y perduró hasta el mes de junio en la PB, concentrándose en abril y mayo. En PA, esta fenofase se produjo en los meses de abril, mayo y junio, pero el mes de mayores porcentajes de FBF fue mayo.

Floración

La floración se concentró en la primavera-comienzos de verano en la PB (abril, mayo y junio) y en PA en mayo-junio. Hubo, no obstante, determinadas especies que no siguieron esta tendencia general en la floración: *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* y *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* en la PB, donde florecen en el invierno. En la PA sólo *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* floreció durante la estación invernal. Los mayores periodos de floración (hasta 4 meses floreciendo) los mostraron *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* y *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* en PB y en PA sólo *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*. Los menores periodos de floración (floración de 1 mes), tanto

en PB como en PA, los mostraron *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, *Galium boissieranum*, *Stachelina baetica*, *Brachypodium retusum* subsp. *retusum* (en PB y PA en el segundo año), y *Arenaria montana* subsp. *intrincata* y *Teucrium reverchonii* que sólo estaban presentes en PB. Además, algunas especies que en PB estuvieron floreciendo más de un mes, en PA florecieron sólo durante un mes como: *Cistus salviifolius*, *Carex distachya*, *Lavandula stoechas* y *Sanguisorba verrucosa*. *Cistus populifolius* subsp. *major*, *Centaurea haenseleri* y *Linum carratricense* sólo florecieron durante 1 mes en PA.

Fructificación

FS se concentró principalmente en los meses de verano (junio y julio), aunque en la PB se dilató un poco más, comenzando en mayo.

Dispersión

La SD se produjo principalmente en el verano, aunque en ambas parcelas se dilató hacia principios de otoño, ya con menos porcentaje de especies. SD se hizo cero en la PA durante casi medio año.

La tendencia general es que en la PB las plantas utilizaron más meses para llevar a cabo sus fenofases que en PA, especialmente las reproductivas.

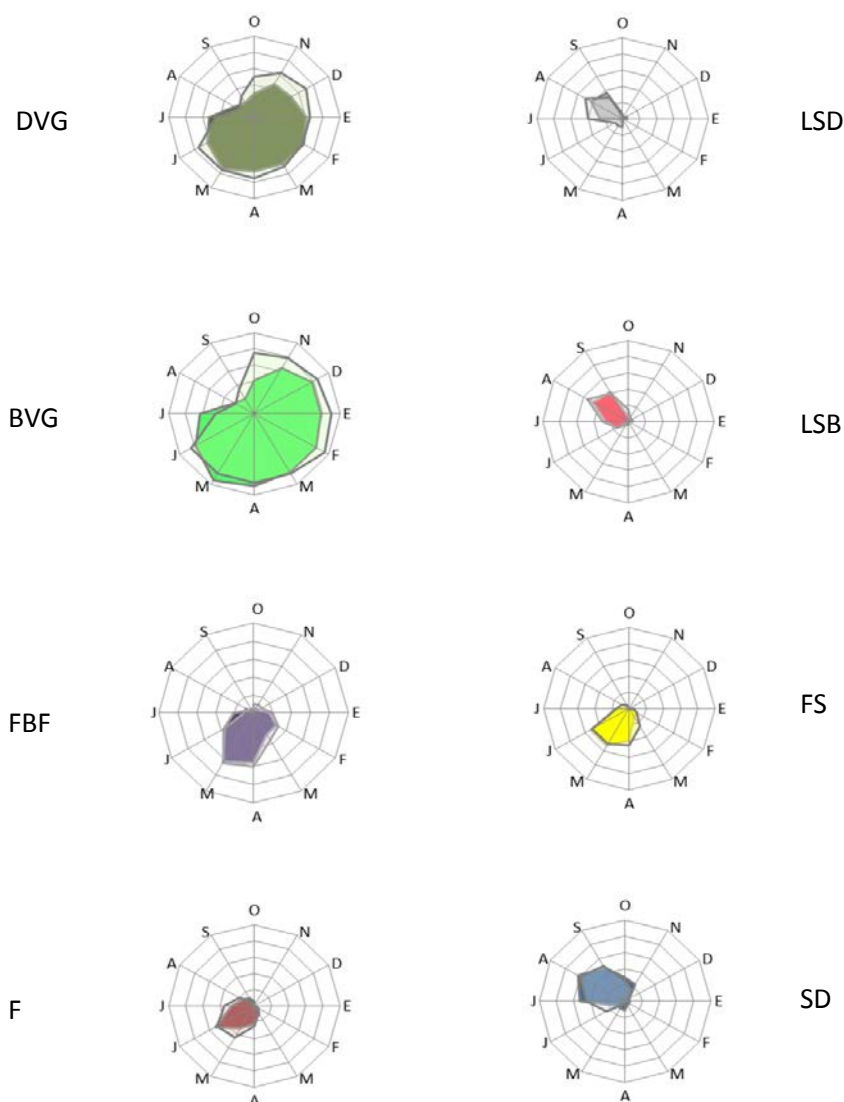


Figura 2. Distribución de las fenofases a través del año en P.B. Los radios del gráfico polar varían en un rango de 0 a 100 y cada radio se corresponde con 20 unidades. Las áreas coloreadas se corresponden con la presencia de la fenofase, en color más oscuro para el primer ciclo de muestreo y en color más claro para el segundo. (FBF) formación de yemas florales, (F) floración, (FS) fructificación, (SD) dispersión, (DVG) crecimiento del dolicoblasto, (BVG) crecimiento del braquiblasto, (LSD) caída de hojas del dolicoblasto, caída de hojas del braquiblasto (LSB).

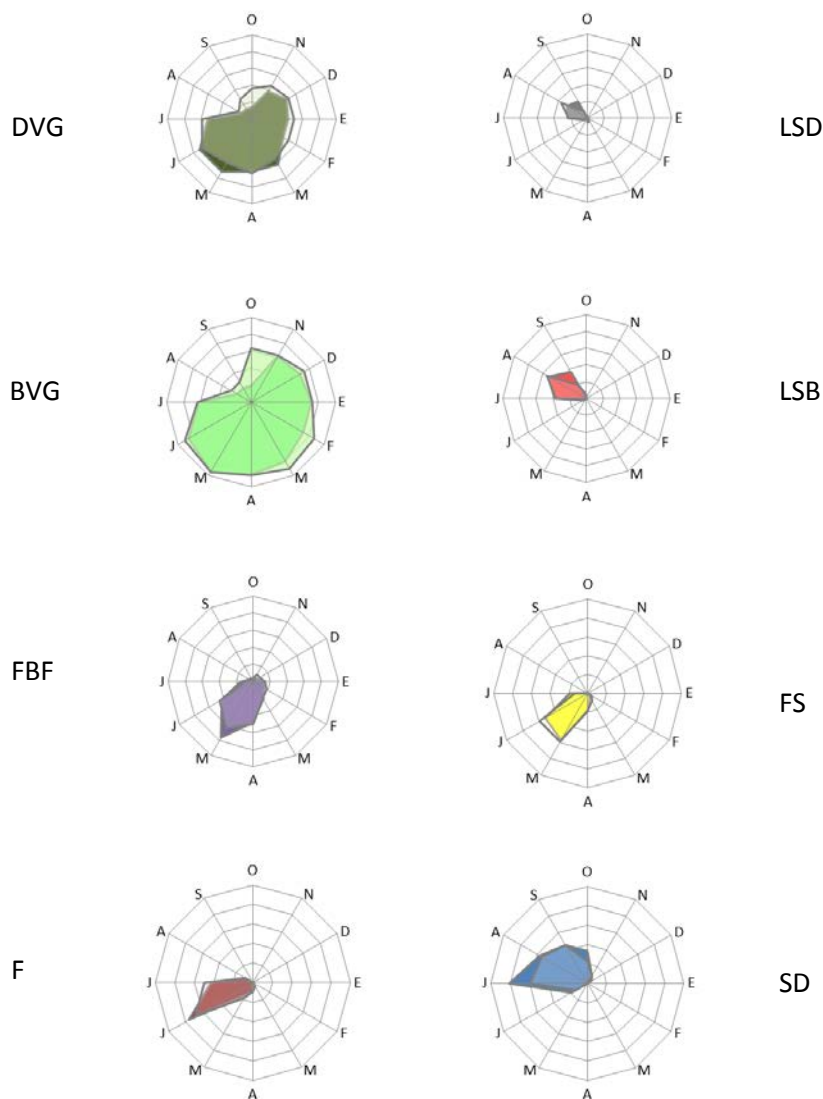


Figura 3. Distribución de las fenofases a través del año en PA. Los radios del gráfico polar varían en un rango de 0 a 100 y cada radio se corresponde con 20 unidades. Las áreas coloreadas se corresponden con la presencia de la fenofase, en color más oscuro para el primer ciclo de muestreo y en color más claro para el segundo. (FBF) formación de yemas florales, (F) floración, (FS) fructificación, (SD) dispersión, (DVG) crecimiento del dolocoblasto, (BVG) crecimiento del braquiblasto, (LSD) caída de hojas del dolocoblasto, caída de hojas del braquiblasto (LSB).

6.- Fenología de especies serpentinófitas vs indiferente edáficas

A nivel de comunidad (ver capítulo 4 de esta memoria), no se ha observado retraso / adelanto en la fenología de la comunidad vegetal de serpentinas frente a otras estudiadas. Pero si hacemos el análisis del momento de floración a nivel de especie diferenciando entre taxones serpentinófitos (Pérez Latorre et al., 2013) y, los afines (Mota et al., 2008) y los que tienen un rango de distribución más amplio, se observó que existe un cierto retraso en el momento de la floración en las plantas serpentinófitas-afines con respecto a las que no lo son.

En PB, la prefloración y floración de los serpentinófitos y afines (Apéndice II-A) se dio a finales de primavera y comienzos de verano mayoritariamente, mostrando un carácter **biestacional**. Sin embargo, la prefloración en el resto de taxones se dio en invierno, y la floración en primavera.

En PA (Apéndice II-B), a pesar de la diferencia de rango altitudinal con PB, los serpentinófitos-afines mostraron la floración y prefloración en el mismo periodo que en PB (finales de primavera y comienzos de verano) y por tanto mostraron **retraso** respecto al resto de especies. Sin embargo, las especies no serpentinófitas mostraron un cierto retraso en PA con respecto a la PB.

4. Discusión

4.1. Descripciones fenomorfológicas y calendarios fenofásicos

4.1.2. De los taxones estudiados en la Parcela Baja (PB)

La gran mayoría de los taxones estudiados son **caméfitos semidecíduos** de verano, como ya indicaron Navarro & Cabezudo (1998) en el estudio de un matorral mediterráneo, y además presentan **dimorfismo estacional** (Orshan, 1963; Palacio et al., 2007; Montserrat-Martí et al., 2011). Por tanto, muestran una **parada fenológica durante la estación desfavorable**. Esta parada durante el verano, indica que estamos ante plantas **semitolerantes** al período de sequía, ya que necesitan reducir su biomasa para sobrevivir a dicho período (Montserrat-Martí et al., 2004). Sin embargo, nos hemos encontrado determinadas plantas que, como señalaron Montserrat-Martí et al. (2004), son tolerantes al estrés, ya que no detienen su crecimiento a lo largo de todo el ciclo estacional. Además, entre las comunidades vegetales estudiadas en PB y PA, se

encuentran algunos fanerófitos (isomorfos estacionales, ya que no cambian su morfología a lo largo del ciclo estacional según Palacio, 2006), que han mostrado la estrategia de reducir parte de la superficie transpirante de la planta desprendiéndose de algunas hojas, aunque no de ramas como sí lo hacen los caméfitos.

La presencia de esta oscilación de la cantidad de biomasa fotosintética mediante la alternancia de ramas cortas o braquiblastos, y ramas largas o dolicoblastos es una gran **ventaja** para las plantas de este ecosistema (Palacio, 2006) porque evitan sufrir daños por las heladas (lo que podría ocurrir sólo en PA), o bien minimizan las pérdidas de agua por transpiración durante el verano, optimizando el ajuste de estas especies a la estacionalidad del clima mediterráneo (Christodoulakis et al., 1990). De hecho, este mecanismo se ha interpretado como una forma de evitar los estreses del clima mediterráneo, de manera que cuanto menor es la oscilación de biomasa anual de una especie, mayor será su capacidad para tolerar el estrés. Además, el intercambio sucesivo de distintas cohortes de ramas parece servir como un mecanismo para reciclar el nitrógeno (N) y el carbono (C) entre cohortes consecutivas (Palacio et al., 2006). Por otro lado, las especies dimórficas estacionales presentan una cierta tolerancia a la pérdida de ramas y su rápido remplazamiento, además de que la mayoría de los dimórficos estacionales pierden periódicamente sus ramas en sentido basípeto (de arriba abajo), por lo que tienden a mantener sus yemas de renuevo cercanas a la superficie del suelo y, por consiguiente, quedan mejor protegidas de las perturbaciones moderadas derivadas del ramoneo o de incendios poco intensos (Palacio, 2006).

Esta parada vegetativa que se produce durante el verano coincide con el desprendimiento parcial de hojas, tanto de los caméfitos (ya que se desprenden de ramas con sus hojas y de algunas hojas del resto de ramas), como de los fanerófitos estudiados, lo que indica el estrés al que están sometidas las plantas durante el verano. Sin embargo, algunas de las plantas abordadas en este estudio no se desprenden de las hojas, sino que las hojas secas quedan sobre la planta durante algún tiempo y tienden a caer en los siguientes períodos de crecimiento secundario. Estas hojas pueden servir como protección de los dolicoblastos embrionarios o los braquiblastos durante su primera etapa de desarrollo (Palacio & Montserrat-Martí, 2005, 2006). Otros taxones como *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, se desprenden en verano de todas las hojas.

En cuanto a las **yemas vegetativas**, la mayoría de las plantas estudiadas presentaban las **yemas desnudas** concordando con lo que encontraron otros autores (Margaris 1981; Palacio & Montserrat-Martí, 2005, 2006) en sus trabajos. Esto les permite tener crecimiento en sus braquiblastos durante casi todo el año y reaccionar con rapidez ante la mejoría de las condiciones ambientales (Puntieri et al., 2002) en un clima tan cambiante como el mediterráneo. Por tanto, la presencia de este tipo de yemas parece adecuada para el crecimiento oportunista como ya señaló Palacio (2006).

El **estudio detallado de la fenología de cada planta**, ha arrojado datos muy interesantes acerca de los patrones fenológicos y, por tanto, estrategias que siguen las plantas de este ecosistema. Se observan patrones generales, pero también muchas estrategias fenológicas diferentes para abordar la estacionalidad, como vieron Milla et al. (2010) en la comunidad arbustiva mediterránea del NE de la Península ibérica.

El **crecimiento** tanto de los braquiblastos como de los dolicoblastos **se extiende a lo largo de todo el año, exceptuando la parada estacional del verano**. Gracias a la existencia de dos tipos de ramas en la mayoría de los caméfitos estudiados, parece que las plantas están bastante adaptadas a dicho estrés. Sin embargo, las plantas camefíticas herbáceas parecen sufrir más la sequía estival, puesto que sus braquiblastos pueden llegar a estar inactivos hasta cinco meses como es el caso de *Carex distachya* en PB durante el primer año de muestreo. Esto podría ser consecuencia de la morfología aérea/subterránea de estas plantas: (1) se trata en su mayoría de plantas que a pesar de disponer sus yemas de renuevo como máximo a unos 80 cm. del suelo, sus tallos son hemíxilos, es decir, bastante herbáceos (poca densidad específica) y poco lignificados, lo que puede influir en su capacidad de retención hídrica como ya señalaron Díaz et al. (2016); (2) la profundidad de la raíz es, por lo general, muy baja (menor de 10 cm.) y (3) muchas de estas plantas sólo tienen un tipo de rama (o sólo dolicoblasto o solo braquiblasto), lo que no les permite desarrollar al máximo el dimorfismo estacional. Un caso a destacar de planta camefítica herbácea pero que apenas sufre la parada estacional (sólo uno o dos meses) es *Arenaria montana* subsp. *intricata*: a pesar de ser herbácea, presenta dos tipos de ramas y, por tanto, un dimorfismo estacional bien marcado, y sus raíces pueden alcanzar hasta los 50 cm. de profundidad, caracteres funcionales que le permiten estar bien adaptada al ecosistema en cuestión. El caso contrario es el de *Bupleurum acutifolium*, un caméfito herbáceo con ramas de dos tipos e

incluso con una raíz que puede llegar a ser tan profunda como la de *Arenaria montana* subsp. *intricata*, pero ha llegado a mostrar paradas fenológicas en sus dolicoblastos de hasta cinco meses. Esto indica que esta planta se ve mucho más afectada por la sequía que la anterior, ya que además dicha parada de crecimiento fue mucho más acentuada en el primer año de muestreo que en el segundo, cuándo la disponibilidad hídrica fue bastante menor.

Estas paradas fenológicas en la fenofase de crecimiento, en la mayoría de los casos, han sido más acusadas en el primer año de muestreo que en el segundo, no sólo durante los meses del verano sino también en los meses de otoño (especialmente octubre). Estos resultados probablemente se deban a la climatología, ya que durante el primer año de muestreo las precipitaciones fueron menores y comenzaron más tarde, lo que evidencia la importancia del contenido hídrico del suelo para el desarrollo de la actividad vegetativa de las plantas (Kummerow, 1983).

Los taxones que parecieron tolerar mejor el ecosistema en cuestión (*Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, *Lavandula stoechas*, *Stachelina baetica*, *Teucrium reverchonii* y *Alyssum serpyllifolium* subsp. *malacitanum*) por no detener su crecimiento ni en el verano, tienen en común ser todas camefíticas sufruticosas holóxilas de pequeño tamaño (a excepción de *Alyssum serpyllifolium* subsp. *malacitanum* que puede ser considerado como hemíxilo, y que además sólo está presente en PA), con dimorfismo estacional bastante establecido y, sorprendentemente, con raíces que no alcanzan profundidades muy grandes (entre los 10 y 25 cm.). Esto podría estar indicando que, en estos taxones, las **adaptaciones a la sequía provienen de la parte aérea** de la planta, más que de la parte subterránea. *Alyssum serpyllifolium* subsp. *malacitanum* en contraposición a su carácter hemíxilo, posee una raíz de mayor profundidad que las demás (puede llegar hasta los 50 cm.), lo que podría conferirle la capacidad de no tener que detener su crecimiento durante el verano a pesar de la baja densidad de sus tallos. A destacar también que, tres de estas cinco plantas que no detienen su actividad vegetativa, son **serpentinófitos estrictos**.

A pesar de que las condiciones del verano han resultado ser estresantes para la mayoría de las plantas de este ecosistema, el frío del invierno parece no haber sido un problema en esta parcela, ya que la mayoría de las plantas mantienen la fenofase de crecimiento activo, principalmente a nivel de sus braquiblastos. Esto indica que estamos

ante un **clima** bastante **benigno**, lo que concuerda con otros estudios realizados en ecosistemas de características climáticas similares (Navarro & Cabezudo, 1998, por ejemplo) a diferencia de lo que ocurre en ecosistemas del Norte de la Península Ibérica, donde la posibilidad de heladas puede afectar negativamente al crecimiento y al resto de fenofases, y la mayoría de plantas experimentan una parada invernal de su crecimiento (Palacio, 2006).

Las únicas plantas que no han seguido las estrategias de crecimiento generalizadas han sido *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* y *Ulex baeticus* subsp. *baeticus*, mostrando crecimiento únicamente en el período climático considerado como el más favorable en el Mediterráneo (desde enero hasta junio, Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). Esto podría explicarse por su morfología aérea, ya que ambos son plantas espinosas sin hojas con hojas muy reducidas y sobre todo presencia de tallos fotosintéticos. La presencia de dichos tallos les permite cierta fijación de carbono en períodos del año en los que las hojas no serían capaces de soportar el estrés ambiental (Bossard & Rejmanek, 1992). Por tanto, se puede considerar que los tallos fotosintéticos son buenos sustitutos de las hojas en condiciones de elevado estrés ambiental. En algunos aspectos, los tallos fotosintéticos parecen ser funcionalmente análogos a los braquiblastos (Palacio, 2006). En cuanto a la distribución del resto de fenofases, estas plantas son muy diferentes, ya que utilizan estrategias fenológicas diversas y que serán comentadas más adelante.

Con respecto a la **formación de yemas florales**, la mayoría de las plantas comenzó a formar sus yemas a partir de abril, pudiendo llegar hasta verano. Pero hay determinadas plantas que comienzan esta fenofase en invierno, como son *Cistus salviifolius*, *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, *Lavandula stoechas* y, por último, *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* desde el otoño. Esto es posible en esta parcela puesto que la posibilidad de heladas durante el invierno es prácticamente nula (ver capítulo “Área y taxones de estudio” de esta memoria, fig. 5), ya que las temperaturas medias no suelen bajar de los 10 °C. Además, estas plantas, aunque presentan yemas desnudas, protegen sus yemas florales con una gran cantidad de indumento de pelos. A pesar de que forman sus yemas florales durante el invierno, las únicas que florecen en la misma estación son sólo *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* y *Ulex baeticus* subsp. *baeticus*. El resto lo hace en primavera.

La **duración de las fenofases**, según han señalado algunos autores, tiene mucha dependencia del clima, viéndose que en lugares de clima benigno las fenofases tienden a prolongarse por más tiempo (Mooney & Dunn, 1970; Di Castri et al., 1981; Kummerow, 1983), hecho que también se ha visto reflejado en la formación de las yemas florales de la mayoría de las plantas camefíticas sufruticosas y fruticosas estudiadas. No obstante, en las plantas camefíticas herbáceas, la duración de las fenofases de prefloración y floración ha sido en la mayoría de los casos de un mes o menos, por ejemplo *Arenaria montana* subsp. *intricata*. Esto podría indicar una mejor adaptación a las condiciones del ambiente estudiado en las especies holóxilas frente a las herbáceas o hemíxilas. Con respecto a la **duración de la fenofase de prefloración**, hay que destacar el caso concreto de la especie *Erica scoparia* subsp. *scoparia*, que comienza a formar sus yemas florales el otoño anterior al año de floración, pasa el invierno y parte de la primavera con sus yemas florales formadas en reposo y florece a finales de la primavera-comienzos del verano. Por tanto, su fenofase FBF se prolonga casi medio año. Este fenómeno también fue apuntado por Mather & Williams (1990) para *Erica lusitanica*. Pero el hecho más destacable de este taxón es que durante el primer ciclo de estudio esta especie no floreció, ni en la población estudiada ni en el resto de Sierra Bermeja. Este fenómeno ya fue apuntado por Laguna (1995) para especies leñosas arbustivas, quien indicó que no todos los individuos florecen todos los años, ni lo hacen con la misma intensidad. Pérez Latorre & Cabezudo (2006) también detectaron este fenómeno en *Phillyrea latifolia*, la cual no floreció durante su estudio. Una posible explicación para nuestro estudio podría estar relacionada con la falta de humedad en el suelo durante los meses del otoño del primer ciclo de estudio, que es cuando esta planta debería haber comenzado a formar sus yemas florales. Sin embargo, esta relación entre formación de yemas florales y existencia de agua en el suelo no está descrita por muchos autores, sino más bien está confirmado que el crecimiento es mucho más dependiente de los factores ambientales que la floración (Kummerow, 1983). Por tanto, se necesitarían más estudios para poder dar una explicación a este hecho.

4.1.2. De los taxones estudiados en la Parcela Alta (PA)

La presencia de determinadas plantas que **detienen su actividad vegetativa** durante los **meses invernales** mientras que en PB las mismas plantas no detienen su actividad, podría estar indicando cierta dureza del invierno en esta parcela, donde las

temperaturas son más bajas que en PB y además durante estos meses pueden producirse pequeñas nevadas y/o heladas (ver capítulo “Área y taxones de estudio” de esta memoria, fig. 6).

La poca disponibilidad de agua en el suelo durante el primer año de estudio y especialmente durante el otoño, tuvo el mismo efecto que en PB sobre las fenofases de crecimiento, lo que demuestra la importancia de este recurso para esta fenofase.

En cuanto al **crecimiento**, los patrones generales apuntados para PB son coincidentes con los de PA con el pequeño matiz ya comentado de que algunas especies no mantienen el crecimiento, especialmente de dolíoblastos, durante los meses de invierno. Por tanto, en esta parcela parece que además de la **dureza del verano** que queda acrecentada por la elevada **pedregosidad del suelo** (lo que conlleva una escasa retención de agua), las plantas han de lidiar con un **invierno de condiciones más adversas** que el de PB, aunque nunca tan duro como el apuntado por Montserrat-Martí et al. (2004) en comunidades de clima Mediterráneo continental.

Con respecto a la **prefloración**, también se observan algunas diferencias con respecto a la PB, puesto que plantas como *Cistus salviifolius* comienzan a formar sus yemas en febrero en la PB y en PA no lo hacen hasta un mes más tarde. Sobre todo las diferencias son notorias en los caméfitos sufruticosos y no en los herbáceos. Esto podría deberse a que los herbáceos podrían ser más independientes de las variables ambientales. Sin embargo, *Lavandula stoechas* y *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* han seguido el mismo patrón en cuanto a FBF, e incluso *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* floreció en invierno. Sin embargo, *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* que en PB floreció durante el invierno, en PA retrasa su floración hasta la primavera, probablemente gracias a la presencia de pelos en el órgano estipular que pueden proteger las yemas durante el frío del invierno.

Genista triacanthos, a pesar de ser un caméfito espinoso como *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* y *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, presenta un ciclo fenológico más parecido al resto de caméfitos que a dichas plantas espinosas del ecosistema. Esta estrategia podría explicarse por la presencia de hojas en esta planta y de los dos tipos de ramas que le permiten actuar como un caméfito con dimorfismo estacional.

Cistus populifolius subsp. *major*, al tratarse de un arbusto de tipo fanerófito con yemas vegetativas protegidas, difirió bastante de la estrategia fenológica seguida por los

caméfitos. Concordó más con los patrones fenológicos apuntados para fanerófitos por autores como Milla et al. (2010) y Palacio & Montserrat-Martí (2005), quienes apuntaron que en sitios donde existe riesgo de helada, los ciclos fenológicos largos pueden verse afectados por las mismas. En la mayoría de los casos, las especies acortan sus fenofases en este tipo de ecosistema.

Las diferencias fenológicas interanuales se han observado numerosas veces a todas las escalas, desde el nivel de individuo hasta el de paisaje vegetal (Dickinson & Dodd, 1976; Nautiyal et al., 2001). Sin duda, las variaciones en el crecimiento y en la floración han sido los aspectos más estudiados, especialmente respecto al cambio climático global (Menzel, 2000; Peñuelas et al., 2002). En nuestro estudio, a pesar de las posibles diferencias interanuales en las precipitaciones y la diferencia altitudinal de las parcelas que lleva a que cada parcela se encuentre en un piso bioclimático distinto, se han detectado **pocas diferencias altitudinales en la fenología** entre las especies muestreadas (sólo un leve retraso de un mes). La literatura existente indica que, en el patrón fenológico, generalmente no se aprecian diferencias importantes de su desarrollo entre años distintos: varían algo las fechas de inicio y finalización de las fenofases, pero la secuenciación anual de las fenofases suele mantenerse constante (Dickinson & Dodd, 1976; Nautiyal et al., 2001). Por otro lado, fenofases como la floración responden a señales ambientales poco variables como el fotoperiodo (Arroyo, 1990). El grado de solapamiento del crecimiento vegetativo de los dolíoblastos con las fenofases reproductivas presenta una flexibilidad moderada ya que depende, en gran medida, de la ontogenia y la arquitectura de las plantas y es por ello que las plantas de PB y de PA han seguido el mismo patrón de solapamiento en la mayoría de los casos.

No obstante, es necesario señalar que algunos hechos han podido enmascarar las diferencias fenológicas debido a la altitud o al año climático: dichas diferencias pueden ser inferiores a la periodicidad de muestreo empleada, los años de muestreo han sido muy similares en cuanto a precipitación y sobre todo en temperaturas, y por último sólo dos parcelas de muestreo pueden simplificar la variabilidad espacial y, por tanto, no ser suficientes. De forma semejante, Arroyo (1990), a pesar de estudiar un mayor número de parcelas, estudió la posible variación en la fenología en dos años diferentes en un matorral del sureste español y tampoco obtuvo diferencias muy significativas entre los diferentes años en la floración: retraso de un mes en la floración en parcelas de baja

altitud con respecto a las de mayores altitudes. Este retraso de un mes también fue detectado por Puppi (2011) en ecosistemas mediterráneos de las montañas apeninas, o por Vera (1995) en especies arbustivas del N de España, y podrían corresponderse con las diferencias halladas en este trabajo: el pequeño adelanto que se ha visto de las plantas de PB con respecto a PA. También coinciden en ello Palacio & Monsterrat-Martí (2006) en su estudio a través de un gradiente altitudinal, ya que encontraron mayores diferencias en cuanto a órganos que en cuanto al desarrollo de las fenofases debidas a la altura.

El adelanto en la fenofase de floración de PB respecto a PA detectado por este trabajo, podría tener algunas importantes ventajas para las plantas, como pueden ser el incremento de la producción anual, el acaparamiento de recursos básicos, o la reducción de daños por herbívoros; pero también algunas desventajas, como aumentar el riesgo de sufrir daños por heladas tardías o de disminuir demasiado pronto las reservas hídricas del suelo aumentando la duración del período de estrés hídrico estival (Lechowicz, 1995; Kramer, 1995; Kramer et al., 2000; Leather 2000).

Las diferencias detectadas entre una parcela y otra, aunque sean de sólo un mes, podrían ser útiles para identificar las especies más sensibles ante posibles cambios en el clima (Richardson et al., 2013).

4.2. Índices fenofásicos (comparación estadística temporal y espacial-bioclimática)

1.- APS (Actividad Fenofásica de las Especies)

El análisis de la varianza realizado ha indicado que hay diferencias en la actividad fenofásica de las especies de la PB con respecto a la PA y esto podrá explicarse porque la **mayor benignidad del clima en la PB** permite a las plantas estar activas durante un mayor tiempo, mostrando índices APS mayores. Sin embargo, las diferencias interanuales, puesto que se dan sólo a nivel de determinadas especies y por muy poco tiempo, no fueron significativas. Probablemente porque las diferencias entre años fueron muy leves.

La comparación con estudios desarrollados en otros hábitats como los brezales mediterráneos (Pérez Latorre et al., 2007), donde se estudió *Lavandula stoechas* y *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, indica que los valores de APS se mantienen en

condiciones benévolas, pero disminuyen en situaciones más estresantes como las de los sistemas dunares APS (APS = 12), funcionando en ambos ecosistemas como especies que están activas durante todo el año. *Lavandula stoechas* en ecosistemas de dunas mediterráneas sufre una pequeña parada veraniega de un mes (Rodríguez-Gallego, 2013). Sin embargo, *Cistus salviifolius*, que está activo durante todo el año en los brezales donde el contenido hídrico del suelo es mayor (Pérez Latorre et al., 2007), para este estudio muestra una parada fenológica de varios meses durante el verano (de hasta tres meses). Probablemente, esta diferencia esté indicando una mayor falta de agua en los suelos serpentínicos con respecto a los suelos de los brezales. Esta parada también la realiza *Cistus salviifolius* en ecosistemas xerofíticos de dunas mediterráneas (Rodríguez-Gallego, 2013), quizás debido al mismo impedimento ecológico. También ocurrió lo mismo con *Phlomis purpurea*, el cual está activo durante todo el año en los brezales Mediterráneos (Pérez Latorre et al., 2007) y en nuestro estudio experimentó una parada vegetativa de un mes y para los ecosistemas de dunas mediterráneas (Rodríguez-Gallego, 2013), la parada es de dos meses. También hubo muchas diferencias entre el APS de *Fumana thymifolia* en ecosistemas dunares mediterráneos (Rodríguez, 2013) y en serpentin (APS = 5 en dunas, y APS = 9 en primer año y 10 en segundo año en ecosistemas serpentínicos), indicando nuevamente que los ecosistemas de dunas podrían ser aún más estresantes que los ecosistemas serpentínicos. *Erica scoparia* subsp. *scoparia*, que fue estudiada en los mismos ecosistemas dunares mencionados anteriormente (Rodríguez-Gallego, 2013), obtuvo un APS próximo a los valores de APS obtenidos para *E. scoparia* subsp. *scoparia* en este estudio.

La **categoría 2 de APS** (entre 9-11 meses de actividad fenofásica) ha sido la mejor representada por la mayoría de las plantas de este estudio, lo que se corresponde con la estrategia fenológica de estar activas durante todo el año excepto los 3 meses del verano, mostrando, por tanto, una actividad fenofásica elevada. Sin embargo, PA también mostró predominancia de la categoría 3 (actividad fenofásica entre 6-8 meses) en el primer año de muestreo, lo que coincide con la idea de que la actividad en esta parcela está más limitada por las condiciones climáticas y además estuvo más limitada durante el primer año probablemente por la menor disponibilidad hídrica. Además, el menor APS ha sido registrado en esta parcela y no ha habido registro alguno de este APS tan bajo en la PB.

2.- RVA (actividad reproductiva/vegetativa)

Los resultados han indicado que las especies **invierten más tiempo en su actividad vegetativa en detrimento de la reproductiva**. El antagonismo que se produce entre el crecimiento vegetativo y la reproducción se interpreta en términos de competencia por los recursos básicos (Loubry, 1994) y la coincidencia temporal de eventos fenológicos también podría deberse a la distinta periodicidad de los factores selectivos que han determinado sus períodos de ocurrencia (Mooney, 1983).

Si comparamos los valores de poblaciones de especies que ya han sido estudiadas para otros ecosistemas con las especies que nos encontramos en serpentinas, estos valores son muy similares a nivel de especie. Por ejemplo hay similitudes entre *Phlomis purpurea*, que ha sido estudiado en jarales mediterráneos (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; RVA = 0.4), aunque fue un poco más elevado para ecosistemas dunares (Rodríguez-Gallego, 2013; RVA = 0.6). *Cistus salviifolius*, estudiado por Pérez Latorre et al. (2007) en brezales mediterráneos y Rodríguez-Gallego (2013) en dunas mediterráneas, siguió la misma estrategia en todos los ecosistemas (mayor actividad vegetativa). *Lavandula stoechas*, que también ha sido estudiada en los jarales y en dunas, ha seguido también la misma estrategia de invertir más tiempo fenofásico en actividades vegetativas. *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, también apostó por la misma estrategia en brezales y en nuestro estudio y también *Fumana thymifolia* en dunas y en serpentinas. Todas estas semejanzas ponen de relevancia la importancia del crecimiento frente a la actividad reproductiva en todos los ecosistemas mediterráneos estudiados lo que podría explicarse porque es el crecimiento el que condiciona a la actividad reproductiva (Montserrat-Martí et al., 2004).

Erica scoparia subsp. *scoparia* es la especie que presenta mayores diferencias en cuanto a RVA, tanto en los dos años de muestreo sobre serpentinas, como si la comparamos con el valor de RVA obtenido en brezales mediterráneos por Pérez Latorre et al. (2007). En el ecosistema del brezal, el valor de RVA fue alto (1), mientras que en serpentinas, los valores obtenidos para el primer año fueron menores (0.4 en PB y 0.6 en PA) y para el segundo año fueron más similares a los obtenidos en brezales (0.9 en PB y 1.43 en PA) y en ecosistemas de dunas (Rodríguez-Gallego, 2013; RVA = 0.88). Estos valores más elevados en nuestro estudio se corresponden con años en los que la especie floreció, a diferencia del primer año de muestreo de este estudio, donde *Erica*

scoparia subsp. *scoparia* no floreció, pero sí preformó sus yemas florales para el siguiente ciclo de floración y el resto del tiempo lo dedicó únicamente a realizar actividad vegetativa. Por ello, *Erica scoparia* subsp. *scoparia*, en años “normales”, sería una especie que invierte más en actividad reproductiva que en vegetativa.

3.- PSI (solapamiento de fenofases)

La estrategia de **secuenciación de fenofases** fue la más extendida entre las especies de este ecosistema, ya que la mayoría de las plantas tenían un ciclo de actividad largo (elevados APS) debido al elevado tiempo que están creciendo y a la corta duración de las fenofases reproductivas: **la benignidad del clima no les obliga a solapar las fenofases a pesar de la poca cantidad de recursos hídricos y de nutrientes** (Mooney & Dunn, 1970; Di Castri et al., 1981; Kummerow, 1983). Estas plantas secuencian la producción de las fenofases durante un período más largo de tiempo, pero en ocasiones el desarrollo de la secuencia de fenofases vegetativas y reproductivas no se puede realizar completamente durante la primavera. Esta estrategia fenológica presenta el inconveniente de tener que desarrollar alguna fenofase, por lo menos en parte, durante los períodos de estrés del clima mediterráneo. Sin embargo, presenta la ventaja de precisar una inversión de recursos extendida a un largo período y poder utilizar directamente los carbohidratos sintetizados por el follaje ya producido (Mooney et al., 1977; Mooney & Kummerow, 1981). Un ejemplo de competencia por los recursos lo mostró *Erica scoparia* subsp. *scoparia*, con el solapamiento de sus fenofases el año que sí floreció (Chapin et al., 1990; Castro-Díez & Montserrat-Martí, 1998).

Si comparamos los valores de PSI obtenidos por Pérez Latorre & Cabezudo (2002) en su estudio de jarales mediterráneos, volvemos a ver que la estrategia más habitual de las especies es la de secuenciar las fenofases, lo que indica que la estrategia es la misma independientemente del ecosistema y del tipo de matorral mediterráneo. También hay algunas coincidencias con los ecosistemas de dunas, incluso con ecosistemas mediterráneos del NE de España (Castro-Díez & Montserrat-Martí, 1998) donde predomina la secuenciación en el caso de especies menos arbustivas y el solapamiento en plantas arbustivas o arbóreas. Por ejemplo *Fumana thymifolia* y *Phlomis purpurea* mostraron la misma estrategia en ecosistemas dunares (Rodríguez-Gallego, 2013) que en serpentínicos. Sin embargo, para otras especies como *Lavandula stoechas* y *Cistus salviifolius*, sí que se detectaron diferencias. *Lavandula stoechas* resultó ser

secuenciadora en los jarales (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002) y dunas (Rodríguez-Gallego, 2013) y, sin embargo, en nuestro estudio resultó ser mayoritariamente solapadora. Esto podría estar indicando cierto estrés para la planta (más pronunciado en PA), donde debido a la agresividad del clima y la falta de nutrientes y agua en el suelo, ha de solapar sus fenofases. Las diferencias con el taxón *Cistus salviifolius* fueron en el sentido contrario: resultó ser secuenciadora en este estudio y solapadora en los ecosistemas de dunas (Rodríguez-Gallego, 2013), mostrando, por tanto, una mayor restricción al desarrollo de su actividad fenológica en los ecosistemas de dunas en comparación con el ecosistema serpentínico (Chapin et al., 1990; Castro-Díez & Montserrat-Martí, 1998).

4.- PPT (patrón fenofásico)

A pesar de que el crecimiento y la floración y prefloración coinciden en la mayoría de las especies, **esta sincronidad se produce principalmente en la primavera** y con la formación de yemas florales, lo que en ocasiones implica que la fenofase de floración ha de producirse en el momento más desfavorable del clima mediterráneo: el verano, lo que debería de ser un inconveniente para las plantas de este ecosistema. Sin embargo, dicha estrategia presenta la ventaja de precisar una inversión de recursos extendida a un largo período y poder utilizar directamente los carbohidratos sintetizados por el follaje ya producido (Mooney et al., 1977; Mooney & Kummerow, 1981). Se ha especulado que el patrón morfogenético que determina la ocurrencia de la floración después de producirse el crecimiento vegetativo se produce en plantas que han evolucionado en climas tropicales (Kummerow, 1983).

Si comparamos a nivel de especies, *Cistus salviifolius*, *Erica scoparia* subsp. *scoparia*, *Lavandula stoechas* y *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* fueron estudiadas por Pérez Latorre et al. (2007) en brezales mediterráneos, y no se detectan diferencias en el tipo de patrón fenofásico desarrollado durante nuestro estudio: todas sincronizan las fenofases de floración y crecimiento (tipo I). Tampoco hay diferencias a nivel de ecosistema, ya que en los brezales la estrategia de tipo I también fue la más predominante. Por ello, debe ser mayor el peso de la ventaja de poder utilizar directamente los carbohidratos sintetizados por el follaje ya producido, que de los inconvenientes. También habría que considerar que PPT podría estar más predeterminado a nivel genético que por el clima (Kummerow, 1983; Primack, 1985).

5. - Distribución de las fenofases a lo largo del año

La **concentración de crecimiento y floración en primavera** coincide con la mayoría de los patrones descritos para **ecosistemas Mediterráneos** (Floret et al., 1989; Cabezudo et al., 1992, 1993), pero también se observa la presencia de crecimiento en invierno que señalaron Orshan (1989) y Navarro et al. (1993) para regiones más secas y menos frías que la del presente estudio.

Las **pequeñas diferencias detectadas en el inicio del crecimiento** podrían ser explicadas por el reducido contenido hídrico del suelo en el mes de octubre del primer año en comparación con el segundo y, por tanto, nuevamente señalan la importancia del agua en el suelo para el desarrollo de la fenofase de crecimiento apuntada ya por Kummerow (1983) y detectada en otros estudios como el de Castro-Díez et al. (2003). Por tanto, esto explica que FBF y F, al requerir menos recursos que DVG, no han mostrado diferencias anuales o por contenido de agua en el suelo. Por ello, FBF y F suelen ser menos dependientes de la disponibilidad estacional de recursos básicos que el crecimiento vegetativo (Arroyo, 1985).

A pesar de las pocas diferencias estadísticas detectadas entre el desarrollo de las fenofases en ambas parcelas de estudio, sí que se observan **determinadas diferencias en los patrones fenológicos** de las especies. Éstas probablemente se deban a la diferencia **altitudinal**. El comienzo de las fenofases reproductivas durante el invierno en PB, además de utilizar más meses para llevar a cabo dichas fenofases (una mayor secuenciación), difiere de PA, lo que indica la mayor benignidad climática de PB frente a PA, a pesar de que las diferencias encontradas en los índices fenofásicos debidas a la altitud no fueron en la mayoría de los casos significativas. Por otro lado, esto también indica una estrategia conservadora por parte de las plantas de PA, que si produjesen sus yemas durante el invierno, podrían sufrir el riesgo de que se vean afectadas por las heladas y/o nieve, ya que desde enero hasta abril, en PA se han detectado días con nieve y heladas. También se observaron algunos daños en las plantas que pueden ser debidos al frío, como son manchas oscuras y caída prematura de hojas, como ocurre en plantas de otros ecosistemas estudiados a partir de los 600 m. (Palacio & Montserrat-Martí, 2006). La duración de la fenofase de floración puede ser crítica para el éxito reproductivo de la especie, por afectar a procesos como la polinización (Rathcke & Lacey, 1985). Por tanto, la menor duración de esta fenofase en PA podría resultar

desventajosa para dichas plantas. Sin embargo, la selección por la ocurrencia temporal y la duración de la floración también depende de muchos otros factores como son la morfología y arquitectura de la planta (crecimiento primario en el espacio), la ontogenia, así como la duración de otras fenofases y la organización del patrón fenológico (Kummerow, 1983; Primack, 1985) como se ha visto hasta el momento.

Crecimiento

Similares patrones de crecimiento (de los dolicoblastos y de los braquiblastos) han sido observados en el ecosistema de matorral serpentínicola abordado en esta memoria de tesis en comparación con algunas comunidades estudiadas hasta el momento, como los tomillares (Navarro & Cabezudo, 1998) y en las comunidades semiáridas de *Maytenus senegalensis* (Pérez Latorre et al., 2009). Todas ellas disfrutaban temperaturas suaves durante el invierno, lo que les permite estar creciendo durante dicha estación (Orshan, 1989). Sin embargo, nuestros datos no coinciden con los obtenidos en las comunidades de brezales (Pérez Latorre et al., 2007) y jarales (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002), ni con otros estudios de fanerófitos del N de España (Milla, 2004), donde el crecimiento de los dolicoblastos se concentra en la primavera fundamentalmente. Tampoco coincide con los patrones observados para ecosistemas dunares del sur de la Península (Rodríguez-Gallego, 2013), donde DVG suele concentrarse a finales del invierno y primeros de primavera (enero-marzo). En todos los ecosistemas mencionados, se produce la parada de crecimiento en el verano, aunque en nuestro estudio hubo alguna especie que no tuvo parada vegetativa. Al contrario que las especies camefíticas que interrumpen su crecimiento durante el verano, estas plantas deben poseer algún mecanismo que les permita mantener su crecimiento (Mooney & Dunn, 1970) que no ha sido estudiado específicamente en este trabajo.

Los mayores porcentajes de especies con crecimiento en sus braquiblastos con respecto al crecimiento en los dolicoblastos, puede ser debido a una de las funciones de este tipo de rama: estar preparada (**preactivada**) para aprovechar cualquier evento de condiciones favorables para el crecimiento por la presencia de hojas más tolerantes al estrés que las de los dolicoblastos (Palacio, 2006; Palacio et al., 2006). Además, los braquiblastos son ramas con bastante funcionalidad reproductiva en la comunidad estudiada, ya que muchas plantas producen flores en las ramas de

braquiblasto, por lo que esto también podría ser la causa por la que las comunidades tengan muchas plantas que producen crecimiento en sus braquiblastos.

El **desfase** observado en el DVG en **PA** con respecto a **PB** puede estar indicando que las condiciones climáticas de la PB son más benignas que las de la PA, ya que en PA si el crecimiento se iniciase tan pronto, los renuevos podrían ser afectados por las heladas. De hecho, se ha observado que determinadas plantas en PA mostraron coloraciones rojizas o moradas que podrían ser signos de daños causados por el frío.

Caída de hojas

La caída de hojas es un fenómeno que se produce generalmente después del crecimiento (Montenegro, 1987; Pereira et al., 1987; Milla, 2004; Pérez Latorre et al., 2007), lo que coincide con el verano y por tanto con la estación donde las temperaturas son más elevadas y el recurso hídrico disponible en el suelo es casi inexistente. Ante estas condiciones ambientales, la respuesta de las plantas es desprenderse de una parte de sus hojas, es decir, funcionan como plantas **semidecíduas** de verano siguiendo a Navarro & Cabezudo (1998). Sin embargo, algunas de las plantas estudiadas no se desprenden de hojas durante el verano, aunque éstas se secan en el cuerpo de la planta, como por ejemplo *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, *Brachypodium retusum* subsp. *retusum*, *Stachelina baetica*, *Carex distachya* y *Linum carratricense*. La coincidencia de LSD con el desarrollo de los nuevos brotes (DVG) en determinadas plantas, sugiere que hojas viejas son dismanteladas para proveer de recursos a los nuevos órganos, independientemente de la llegada del periodo seco (Nambiar & Fife, 1991), ya que el mismo fenómeno ocurre en otros biomas (Killman & Thong, 1995; Nitta & Ohsawa, 1998). Además, la caída se produce antes de que comience la sequía estival, pudiendo ser el autosombreado de las distintas cohortes de las hojas, emergentes y remanentes, el factor desencadenante del proceso de senescencia y posterior abscisión (Milla, 2004).

Prefloración

Cuando atendemos a las fenofases reproductivas, en FBF hay coincidencias con otros ecosistemas de matorral mediterráneo como son los jarales (Pérez Latorre &

Cabezudo, 2002) y brezales (Pérez Latorre et al., 2007), debidas probablemente a la similitud de la fisionomía de las plantas. Sin embargo, no hay coincidencias con la comunidad de *Maytenus senegalensis* (Pérez Latorre et al., 2009), que es una vegetación arbustiva y semiárida y a ello podrán deberse estas diferencias, al contrario de lo que ocurría con las fenofases vegetativas. En los ecosistemas de dunas (Rodríguez-Gallego, 2015), los más termófilos de todos, la FBF comienza antes (en marzo-abril).

Floración

En cuanto a la floración, los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con lo que ocurre en la mayoría de ecosistemas ibéricos mediterráneos estudiados: jarales (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002), brezales (Pérez Latorre et al., 2007), tomillares (Navarro & Cabezudo, 1998), dunas (Rodríguez-Gallego, 2015), carrascal (Laguna, 1995), matorrales de Islas Baleares (Tébar et al., 2004), donde la fenofase de floración se extiende desde abril hasta principios de junio en todos, excepto en las dunas donde se extiende hasta mayo (posiblemente por menor disponibilidad hídrica). Este resultado muestra que las comunidades vegetales que se desarrollan sobre serpentinitas **no tienen cambios visibles en el momento de floración a nivel de comunidad**, aunque sí existen estos cambios a nivel de individuo, lo que puede estar indicando fenómenos de especiación o serpentinomorfosis (Pichi-Sermoli, 1948) **a nivel de especie**, muy habituales en los ecosistemas serpentinicos (Hughes et al., 2001; Brady et al., 2005; Wright et al., 2006) principalmente en las plantas **serpentinófitas**.

Fructificación

La fructificación suele producirse en verano en los ecosistemas mediterráneos del sur de la Península Ibérica (, Navarro & Cabezudo, 1998; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; Pérez Latorre et al., 2007), aunque con ligeras diferencias, ya que en jarales, brezales, tomillares y especialmente en artales semiáridos, la fructificación se desplaza ligeramente hacia la primavera. Pero en algunos ambientes mediterráneos portugueses (Pereira et al., 1987) el FS se produce durante el otoño, coincidiendo con la mayor disponibilidad de agua en el suelo y posiblemente por dominancia de frutos carnosos. La realización del proceso de fructificación y formación de semillas en unas y otras épocas

del año puede tener consecuencias sobre la supervivencia de la descendencia (Lacey et al., 2003) y depende del tipo de fruto, seco o carnoso (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002), siendo FS predominantemente veraniego en comunidades con frutos secos como las estudiadas.

6.- Fenología de especies serpentinófitas vs indiferente edáficas

Es destacable que no se haya observado retraso/ adelanto en la fenología de las plantas de estas comunidades serpentinícolas frente a otras estudiadas como indicaba la bibliografía señalada anteriormente. Esto puede deberse a que una gran parte de las especies muestreadas no son serpentinófitos estrictos, sino que son especies con cierta independencia edáfica y que, por tanto, no han adaptado sus estrategias para vivir en este medio. Pero sí que podríamos decir que **las especies serpentinófitas** del ecosistema estudiado muestran **retraso** en el momento de la floración con respecto al resto de plantas que no lo son, independientemente de que se trate de la PB o PA. Este retraso coincide con un menor contenido hídrico en el suelo, por lo que podemos decir que hay un retraso en la floración de las plantas exclusivamente serpentinófitas o afines, que es inverso al contenido de agua del suelo. Además, nuestros resultados concuerdan con las asunciones dictadas por Escudero et al. (2015) para plantas que viven sobre yesos y su retraso fenológico respecto a las demás, siendo este estudio el único que podría ser comparable, puesto que no hay trabajos en ecosistemas similares. Sin embargo, nuestros resultados difieren con los obtenidos por Gardner & Macnair (2000), lo que podría deberse a que este último estudio se realizó sobre plantas anuales (efímeras árido-pasivas) cuyo funcionamiento es totalmente distinto al de las plantas perennes (persistente árido-activa).

5. Agradecimientos

Agradezco a Antonio Flores y a Marianella Zanolli la ayuda aportada en materia de estadística.

6. Bibliografía

- Arroyo, J. 1990. Ritmos climáticos y de floración en matorrales del SW de España. *Lagascalia* 16 (1): 25-50.
- Arroyo, J. 1985. Fenología de la floración en matorrales de Andalucía Occidental. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. 544 pp.
- Borchert, R. 1991. Growth periodicity and dormancy. In: Raghavendra, A. S., (Ed.) *Tree Physiol.* John Wiley & Sons, Inc., pp. 221-245.
- Bossard, C. C., Rejmanek, M. 1992. Why have green stems? *Funct. Ecol.* 6: 197-205.
- Brooks, R. 1987. *Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach.* Dioscorides Press. Portland. 268 pp.
- Brady, K. U., Kruckeberg, A. R., Bradshaw, H. D. 2005. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 243-266.
- Cabezudo B., Navarro, T., Pérez Latorre, A.V., Nieto Caldera, J. M. & Orshan, G. 1992. Estudios fenomorfológicos en la vegetación del sur de España. I. *Cistus*. *Acta Bot. Malacitana* 17: 229-237.
- Cabezudo, B., Navarro, T., Pérez Latorre, A. V., Nieto Caldera, J. M. & Orshan, G. 1993. Estudios fenomorfológicos en la vegetación del sur de España. II. Alcornocales mesomediterráneos (Montes de Málaga, Málaga). *Acta Bot. Malacitana* 18: 179-188.
- Castro-Díez, P. & Montserrat-Martí, G. 1998. Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanerophytes from *Quercus ilex* communities of NE-Spain. *Plant Ecol* 139:103-112.
- Castro-Díez, P., Montserrat-Martí, G. & Cornelissen, J. H. C. 2003. Trade-offs between phenology, relative growth rate, life form and seed mass among 22 Mediterranean woody species. *Plant Ecol.* 166: 117-129.
- Castro-Díez, P., Milla, R., Sanz, V. 2005. Phenological comparison between two co-occurring Mediterranean woody species differing in growth form. *Flora* 200: 88-95.
- Correia, O. A., Martins, A. C., Catarino, F. M., 1992. Comparative phenology and seasonal foliar nitrogen variations in mediterranean species in Portugal. *Ecol. Mediterr.* 18: 7-18.
- Chapin, F. S., Schulze, E. D., Mooney, H. A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 423-447.

- Christodoulakis, N. S., Tsimbani, H., Fasseas, C. 1990. Leaf structural peculiarities in *Sarcopoterium spinosum*, a seasonally dimorphic subshrub. *Ann. Bot.* 65: 291-296.
- Christodoulakis, N. S. 1992. Structural diversity and adaptations in some Mediterranean evergreen sclerophyllous species. *Environ. Exp. Bot.* 32: 295-305.
- Danin, A. & Orshan, G. 1990. The distribution of Raunkiaer life forms in Israel in relation to the environment. *D J. Veg. Sci.* 1: 41-48.
- Di Castri, F., Goodall, D.W., Specht, R. L., 1981. Mediterranean-type shrublands. In: Goodall, D.W. (Ed.), *Ecosystems of the World* 11. Elsevier. Amsterdam. pp. 643.
- De Lillis, M., Fontanella, A. 1992. Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean maquis of central Italy. *Vegetatio* 99-100: 83-96.
- Díaz, S. et al. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167-171.
- Dickinson C. E. & Dodd, J. L. 1976. Phenological pattern in the short-grass prairie. *American Midland Naturalist* 96: 367-378.
- Dubé, P. A., Perry, L. P. & Vittum, M. T. 1984. Instructions for phenological observations: lilac and honeysuckle. *Vermont Agr. Exp. Sta. Bull* 692: 1-8.
- Escudero, A., Palacio, S., Maestre, F. T., Luzuriaga, A. L. 2015. Plant life on gypsum: a review of its multiple facets. *Biological Reviews* 90: 1-18.
- Floret, C., Galan, M. J., Le Floc'h, E., Orshan, G. & Romane, F. 1987. Growth form as a tool in characterising vegetation of small areas. A trial in a Mediterranean environment. *Vegetatio* 71: 3-11.
- Floret, C., Galan, M. J., Le Floc'h, E., Orshan, G. & Romane, F. 1990. Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient: tools for studying vegetation. *J. Veg. Sci.* 1: 71-80.
- Floret, C., Galan, M. J., Le Floc'h, E., Leprince, F., Romane, F. 1989. France. In: Orshan, G., (Ed.) *Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Kluwer academic publisher. 404 pp.
- Galen C. 1999. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *BioScience* 49: 631-40.
- García-Antón, M., Maldonado-Ruiz, J., Morla-Juaristi, C., Sainz Ollero, H. 2002. Fitogeografía Histórica de la Península Ibérica. In: Pineda, F. D., de Miguel, J. M., Casado, M. A. & Montalvo, J. (eds.), *La Diversidad Biológica de España*. Pearson Educación, Madrid, pp. 45-64.

- Gardner, M. & Macnair, M. R. 2000. Factors affecting the co-existence of the serpentine endemic *Mimulus nudatus* Curran and its presumed progenitor, *Mimulus guttatus* Fischer ex DC. Biol. J. Linn. Soc. 69:443-59.
- Hendrick, M. F. 2008. Characterizing serpentine soil tolerance in *Mimulus guttatus* (Phrymaceae). B. A. thesis. Reed College, Portland, OR.
- Hughes, R., Bachmann, K., Smirnoff, N. & Macnair, M. R. 2001. The role of drought tolerance in serpentine tolerance in the *Mimulus guttatus* Fischer ex DC. complex. S. Afr. J. Sci. 97: 581-86.
- Inouye, D.W. 2008. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. Ecology 89: 353-362.
- Killmann, W., Thong, H. L. 1995. The periodicity of growth in tropical trees with special reference to Dipterocarpaceae -a review. IAWAJ. 16: 329-335.
- Kramer, K. 1995. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. Plant, Cell and Environment 18: 93-104.
- Kramer, K., Leinonen, I. & Loustau, D. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of the climate change on growth of boreal, temperate and mediterranean forests ecosystems: an overview. International Journal of Biometeorology 44: 67-75.
- Keshet, M. A., Danin, A. & Orshan, G. 1990. Distribution of ecomorphological types along environmental gradients in Israel: 1. Renewal bud location and leaf attributes. D Ecol. Mediterranea 16: 151-161.
- Kummerow, J. 1983. Comparative phenology of mediterranean-type plant communities. In Kruger, F. J., Mitchell, D. T. & Jarvis, J. U. M., (Eds.). Med- iterranean-type ecosystems. The role of nutrients. Springer- Verlag, Heidelberg, Germany. pp 300-317.
- Hoffmann, A. & Kummerow, J. 1978. Root studies in the Chilean matorral. Oecologia 32, 57-69.
- IPCC. Cambio climático 2014: Impactos, adaptación y vulnerabilidad-Resumen para responsables de políticas. Contribución del Grupo de trabajo II al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Field, C. B. et al.. (eds.). Organización Meteorológica Mundial. Ginebra. Suiza. 34 pp.
- Kozlowski, T. T. 1971. Growth and development of trees. Academic Press, Nueva York.

- Lacey, E. P., Roach, D. A., Herr, D., Kincaid, S. & Perrott, R. 2003. Multigenerational effects of flowering and fruiting phenology in *Plantago lanceolata*. Ecology 84 (9): 2462-2475.
- Laguna, E. 1995. Fenología de la flora y comunidades vegetales de la serie del carrascal basófilo mesomediterráneo en la Umbría del Fresnal de Buñol (Sierra de la Malacara, Valencia). Tesis Doctoral: nº 055-21. Servei de Publicacions. Universitat de Valencia. 1986 pp.
- Lavender, D. P. 1991. Measuring phenology and dormancy. In: Lassoie, J. P. & T. M. Hinckley (ed.). Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. CRC Press. Boca Raton. pp 404-422.
- Leather, S. R. 2000. Herbivory, phenology, morphology and the expression of sex in trees: who is in the driver's seat? Oikos 90: 194-195.
- Le Roux, A., Kyriacou, X. L. & Orshan, G. 1984. The phenomorphology of selected plants in Mediterranean-type ecosystems of South Africa. Bull. Soc. Bot. Fr. 131, 441-450.
- Le Roux, A., Perry, P. & Kyriacou, X. 1989. South Africa. In: Orshan, G. (ed.). Plant phenomorphological studies in Mediterranean type ecosystems. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp.159-346.
- Lechowicz, M. J. 1995. Seasonality of flowering and fruiting in temperate forest trees. Canadian Journal of Botany 73: 175-182.
- López-González, G. 1975. Contribución al estudio florístico y fitosociológico de Sierra de Aguas. Acta Bot. Malacitana. 1: 81-205.
- Loubry, D. 1994. La phénologie des arbres caducifoliés en forêt guyanaise (5° de latitude nord): Illustration d'un déterminisme à composantes endogène et exogène. Canadian Journal of Botany 72: 1843-1857.
- Mather, L. & Williams, P. A. 1990. Phenology, seed ecology, and age structure of Spanish heath (*Erica lusitanica*) in Canterbury, New Zealand. New Zealand journal of botany 28: 207-215.
- McNeilly, T. & Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations IV. Barriers to gene flow. Heredity 23: 219-38.
- Macnair M. R. & Gardner M. 1998 The evolution of edaphic endemics. In: Howard, D. J. & Berlocher, S. H. (Eds.). Oxford University Press. New York. pp. 157-171.
- Menzel, A. 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. Int. J. Biometeorol. 44: 76-81.

- Margaris, N. S. 1977. Physiological and biochemical observations in seasonal dimorphic leaves of *Sarcopoterium spinosum* and *Phlomis fruticosa*. *Oecologia Plantarum* 12: 343-350.
- Margaris, N. S. 1981. Adaptive strategies in plants dominating Mediterranean-type ecosystems. In: Di-Castri, F., Goodall, D. W. & Specht, R. L. (Eds.). *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier. Amsterdam. pp. 309-315.
- Milla, R. 2004. Fenología y variaciones estacionales de nutrientes en las ramas de once fanerófitos mediterráneos. 2004. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza. 171 pp.
- Milla R., Castro-Díez, P. & Montserrat-Martí, G. 2010. Phenology of Mediterranean woody plants from NE Spain: synchrony, seasonality, and relationships among phenophases. *Flora* 205 (3): 190-199.
- Montenegro, G. 1987. Quantification of mediterranean plant phenology and growth. In: Tenhunen, J. D., Catarino, F. M., Lange, O. L. & Oechel, W. C. *Plant response to stress. Functional analysis in Mediterranean ecosystems*. Springer-Verlag. Berlín. pp 469-488.
- Montenegro, G., Avila, G., Aljaro, M. E., Osorio, R. & Gómez, M. 1989. Chile. In: Orshan, G. (Ed.). *Plant phenomorphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Dodrecht. Kluwer Academic Publishers. pp. 347-387.
- Montserrat-Martí, G. & Pérez-Rontomé, C. 2002. Fruit growth dynamics and their effects on the phenological pattern of native *Pistacia* populations in NE Spain. *Flora* 197: 161-174.
- Montserrat-Martí, G., Palacio, S. & Milla, R. 2004. Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. In: Valladares, F. (Ed.). *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S. A. Madrid. pp. 129-162.
- Montserrat-Martí, G., Palacio, S., Milla, R. & Giménez-Benavides, L. 2011. Meristem growth, phenology, and architecture in chamaephytes of the Iberian Peninsula: insights into a largely neglected life form. *Folia Geobot.* 46: 117-136.
- Mooney, H. A. & Dunn, E. L. 1970. Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* 24: 292-303.
- Mooney, H. A., Kummerow, J., Johnson, W., Parsons, D. J., Keeley, S., Hoffmann, A., Hays, R. I., Giliberto, J., Chu, C., 1977. The producers - Their resources and adaptive responses. In: Mooney, H. A. (Ed.) *Convergent evolution in Chile and*

- California. Mediterranean climate ecosystems. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg. Pennsylvania. 85-143 pp.
- Mooney, H. A. & Kummerow, J. 1981. Phenological development of plants in Mediterranean-climate regions. In: Di Castri, F., Goodall, D. W., Specht, R. L., (Eds.). Mediterranean-type shrublands. Elsevier. Amsterdam. pp. 303-307.
- Mooney, H. A. 1983. Carbon-gaining capacity and allocation patterns of Mediterranean climate plants. In: Kruger, F. J., Mitchell, D. T. & Jarvis, J. U. M. (Eds.). Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients. Springer-Verlag, Berlín. pp 103-119.
- Mooney, H. A., Kummerow, J., Moll, E. J., Orshan, G., Rutherford, N. C. & Sommerville, J. E. 1983. Plant form and function in relation to nutrient gradients. In: Day, J. A. (Ed.). Mineral nutrients. Mediterranean ecosystems. South African Nature Scientist Programmes Report 71. pp 55-76.
- Morisette, J. T., Richardson, A. D, Knapp, A., Fisher J., Graham, E., Abatzoglou, J., Wilson, B. E., Breshears, D. D., Henebry, G. M., Hanes, J. M. & Liang, L. 2009. Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century. *Front Ecol. Environ.* 7 (5): 253-260.
- Mota, J. F., Medina-Cazorla, J. M., Bruno, F., Pérez-García, F. J., Pérez-Latorre, A. V., Sánchez-Gómez, P., Torres, J. A., Benavente, A., Blanca, G., Gil de Carrasco, C., Lorite, J. & Merlo, M. E. 2008. Dolomite flora of the Baetic Ranges glades (South Spain). *Flora* 203: 359-375.
- Murren, C. J., Douglass, L., Gibson, A. & Dudash, M. 2006. Individual and combined effects of Ca/Mg ratio and water availability on trait expression in *Mimulus guttatus*. *Ecology* 87: 2591-2602.
- Nautiyal, M. C., Nautiyal, B. P. & Prakash, V. 2001. Phenology and growth form distribution in an alpine pasture at Tungnath, Garhwal, Himalaya. *Mt. Res. Develop.* 21: 168-174.
- Navarro, T., Nieto Caldera, J. M., Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo, B. 1993. Estudios fenomorfológicos en la vegetación del sur de España. III. Comportamiento estacional de una comunidad de bad-lands (Tabernas, Almería. España). *Acta Bot. Malacitana* 18: 189-198.
- Navarro, T. & Cabezudo, B. 1998. Estrategias fenomorfológicas de especies de un matorral mediterráneo (Andalucía, España). *Acta Bot. Malacitana* 23: 133-148.

- Nitta, I. & Ohsawa, M., 1998. Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at their northern limit in East Asia. *Annals Bot.* 81: 115-129.
- Oechel, W. C. & Lawrence, W. 1981. Carbon Allocation and Utilization. Volume 39 of the series *Ecological Studies*. Chapter: Resource Use by Chaparral and Matorral. pp.185-235.
- Orshan, G. 1953. Notes on the application of Raunkiaer's system of life forms in arid regions. *Palestinian J. Bot.* 6: 120-122.
- Orshan, G. 1963. Seasonal dimorphism of desert and Mediterranean chamaephytes and its significance as a factor in their water economy. In: Rutter, A. J., Whitehead, F. H., (Eds.). *The water relations of plants*. Blackwell Sci. Pub. London. pp. 207-222.
- Orshan G. 1972. Morphological and physiological plasticity in relation to drought. In: *Proceedings of the International Conference on Wildland Shrub Biology and Utilization*. Utah: Utah State University. pp. 245-254.
- Orshan, G. 1982. Monocharacter growth form types as a tool in an analytic-synthetic study of growth forms in Mediterranean type ecosystems. A proposal for an inter-regional program. *Ecol. Mediterr.* 8: 159-171.
- Orshan, G. 1986. Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Ann. Bot.* 44: 7-38.
- Orshan, G. (Ed.). 1989. *Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Kluwer Acad. Pub. Dordrecht. 404 pp.
- Orshan, G., Le Roux, A. & Montenegro, G. 1984. Distribution of monocharacter growth form types in mediterranean plant communities of Chile, South Africa and Israel. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 131: 427-439.
- Orshan, G., Floret, C., Floc'h, E. I., Roux, A. I., Montenegro, G., Romane, F. 1989. General Synthesis. In: Orshan, G., (Ed.) *Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Kluwer Acad. Pub. Dordrecht. pp. 389-399.
- Palacio, S. 2006. Fenomorfolología y estrategias funcionales de los principales tipos de caméfitos leñosos mediterráneos del prepirineo. Tesis doctoral. Instituto Pirenaico de Ecología (C. S. I. C.). 203 pp.
- Palacio, S., Milla, R. & Montserrat-Martí, G. 2004. Renewal structures and shoot growth of three species of Mediterranean dwarf shrubs growing along an altitudinal gradient. In: Arianoutsou, M., Papanastasis, V., (Eds.), *Proceedings of the 10th MEDECOS*

- Conference. Rhodes, Greece. Millpress Science Publishers, Rotterdam. The Netherlands.
- Palacio, S. & Montserrat-Martí G. 2005. Bud morphology and shoot growth dynamics in two species of Mediterranean sub-shrubs co-existing in gypsum outcrops. *Ann. Bot.* 95: 949-958.
- Palacio, S., Milla, R. & Montserrat-Martí, G. 2005. A phenological hypothesis on the thermophilous distribution of *Pistacia lentiscus* L. *Flora* 200: 527-534.
- Palacio, S., Millard, P. & Montserrat-Martí, G. 2006a. Aboveground biomass allocation patterns within Mediterranean sub-shrubs: a quantitative analysis of seasonal dimorphism. *Flora* 201: 612-622.
- Palacio, S. & Montserrat-Martí, G.. 2006b. Comparison of the bud morphology and shoot growth dynamics of four species of Mediterranean subshrub growing along an altitudinal gradient. *Bot. J. Linn. Soc.* 151: 527-539.
- Palacio, S., Escudero, A., Montserrat-Martí, G., Maestro, M., Milla, R. & Albert, M. J. 2007. Plants Living on Gypsum: Beyond the Specialist Model. *Ann. Bot.* 99:333-343.
- Pate, J. S., Dixon, K. W. & Orshan, G. 1984. Growth and life form characteristics of Kwongan species. In: Pate, J. S. & Burds J. S. (Eds.): Kwongan-Plant life in the sand plain. University of Western Australia. pp. 84-100.
- Peñuelas, J., Filella, I. & Comas P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Glob. Change Biol.* 8: 531-544.
- Pereira, J. S., Beyschlag, G., Lange, O. L., Beyschlag, W., Tenhunen, J. D. 1987. Comparative phenology of four Mediterranean shrub species growing in Portugal. In: Tenhunen, J.D., Catarino, F. M., Lange, O. L., Oechel, W. C. (Eds.). *Plant Response to stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*. Springer. Berlin. pp. 503-513.
- Pérez Latorre, A. V. 1993. Estudio Fitocenológico de los Alcornocales andaluces. Tesis doctoral. Universidad de Málaga. 446 pp.
- Pérez Latorre, A. V., Cabezudo, B., Navarro, T. & Nieto, J. M. 1996. Caracterización fenológica y ecomorfológica de alcornocales andaluces (Málaga, España). *An. Jard. Bot. Madrid* 54: 554-560.
- Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo, B. 2002. Use of monocharacteristic growth forms and phenological phases to describe and differentiate plant communities in Mediterranean-type ecosystems. *Plant Ecol.* 161: 231-249.

- Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo, B. 2006. Phenomorphology and ecomorphological characters of *Rhododendron* lauroid forests in the Western Mediterranean (Iberian Peninsula, Spain). *Plant Ecol.* 187: 227-247.
- Pérez Latorre, A. V., Gavira, O. & Cabezudo, B. 2007. Ecomorphology and phenomorphology of Mediterranean heathlands (SW Iberian Peninsula). *Phytocoenologia* 37: 239-268.
- Pérez Latorre, A. V., Gavira, O. & Cabezudo, B. 2009. Phenomorphology and ecomorphological characters of *Maytenus senegalensis* L. shrublands in the Iberian Peninsula: a comparison with other Mediterranean plant communities. *Flora* 205: 200-210.
- Pérez Latorre, A. V. & B. Cabezudo. 2012. Phenomorphology and ecomorphological traits in *Abies pinsapo*. A comparison to other Mediterranean species. *Phytocoenologia* 42 (1-2): 15-27.
- Pichi Sermolli, R. E. G. 1948. Flora y vegetazione delle serpentine. *Webbia* 6: 1-378.
- Pierce, S. M. 1984. A synthesis of plant phenology in the fynbos biome. South African National Scientific Programmes Report 88. CSIR. Pretoria.
- Post, E., Pedersen, C., Wilmer, C. C. & Forchammer, M. C. 2008. Warming, plant phenology and the spatial dimension of trophic mismatch for large herbivores. *Proceedings of the Royal Society* 275: 2005-2013.
- Primack, R. B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals and single flowers. In: J. White (Ed.). *The Population Structure of Vegetation*. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht. Dordrecht. pp. 571-593.
- Puppi, G. 2011. Proceedings of the International Conference on Wildland Shrub Biology and Phenological traits of vegetation: Examples of some phytocoenoses from selected vegetation-series. *Fitosociologia* 48 (2 Suppl. 1): 41-46.
- Puntieri, J., Barthélémy, D., Mazzini, C. & Brion, C. 2002. Periods of organogenesis in shoots of *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oersted (Nothofagaceae). *Ann. Bot.* 89: 115-124.
- Rathcke, B. J. & Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- Richardson, A. D., Keenan, T. F., Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O. & Toomey, M. 2013. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agric. For. Meteorol.* 169: 156-173.

- Rivas-Martínez, S. 1978. De plantis hispaniae notuale sytematicae, chorologicae et ecologicae, III. Anal. Inst. Bot. Cavanilles 34 (2): 539-552.
- Rodríguez-Gallego, C. M. 2013. Caracteres funcionales de dunas costeras en el Sur de España. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga. 137 pp.
- Romane, F. 1987. Efficacité de la distribution des formes de croissance pour l'analyse de la végétation á l'échelle régionale. Thèse Docteurés science. Marseille.
- Schwartz M. D. 2003. Phenology: an integrative environmental science. Kluwer Academic Publishing. Dordrecht, Netherlands. 564 pp.
- Selby, J. P., Wright, K. M. & Willis, J. H. 2008. Evolution of serpentine tolerance in the *Mimulus guttatus* species complex. Sixth International Conference on Serpentine Ecology abstracts, Bar Harbor, ME.
- Shmida, A. & Burgess, L. 1988. Plant growth-form strategies and vegetation types in arid environments, In: Werger, M. J. A., Aart, P. J. M. V. D., During, H. J., Verhoeven, J. T. A., (Eds.), Plant Form and Vegetation Structure. SPB Academic Pub., The Hague, 211-241 pp.
- SIGMAPLOT 11.0. Statistical software.
- Simões, M. P., Madeira, M. & Gazarini, L. 2008. The role of phenology, growth and nutrient retention during leaf fall in the competitive potential of two species of Mediterranean shrubs in the context of global climate changes. Flora 203: 578-589.
- Specht, R. L., Rogers, R. W., Hopkins, A. J. M. 1981. Seasonal growth and flowering rhythms: Australian heathlands. In: Specht, R.L. (Ed.). Heathlands and Related Shrublands of the World. Analytical Studies. Elsevier Scientific. Amsterdam. pp. 5-13.
- Tébar, F J., Gil, L. & Llorens, L. 2004. Flowering and fruiting phenology of a xerophytic shrub community from the mountain of Mallorca (Balearic islands, Spain). Plant Ecol. 174: 293-303.
- Vera, M. L. 1995. Efecto de la altitud en la fenología de la floración en especies arbustivas del norte de España. Lagasalia 18: 3-14.
- Wang, J., Ives, N. E. & Lechowicz, M. J. 1992. The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. Funct. Ecol. 6: 469-475.
- Wright J. W., Stanton M. L., Scherson, R. 2006. Local adaptation to serpentine and non-serpentine soils in *Collinsia sparsiflora*. Evolut. Ecol. Res. 8: 1-21.
- Zohary, M. 1962. Plant Life of Palestine. The Ronald Press Co. New York. 262 pp.

Whittaker, R. H. 1954. The ecology of serpentine soils. Ecology 35: 258-288.

Apéndice I.- Ficha fenomorfológica de campo.

Parcela:				Fecha:						Especie:											
Materia muerta (DM)	Crec. Veg. Dolic. (DVG)	Crec. Veg. Braq. (BVG)	Formación de yemas florales (FBF)	Floración (F)	Fructificación (FS)	Dispersión (SD)	Caída hoja dolic. (LSD)	Caída hoja braq. (LSB)	Dolic. no lign. con hojas	Dolic. lign. con hojas	Braq. absolutos	Braq. relativos	Roseta	Yema apical	Yema axilar	Yemas florales	Presencia flores	Infrutescencia	Dispersión		
Intervalo DVG				<1	1-2	2-5	5-10	10-20	20-50	>50											
Intervalo BVG				<1	1-2	2-5	5-10	10-20	20-50	>50											
Intervalo F				1	2-5	5-10	10-20	20-50	50-100	>100											
Observaciones:																					

Apéndice II. Calendarios fenofásicos de los taxones estudiados.

A) Calendarios fenofásicos de los taxones de PB.

PB	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
A. montana intricata												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											
B. retusum retusum												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											
B. acutifolium												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											
B. rigidum rigidum												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											
C. distachya												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											
C. salvifolius												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											
D. obscura lacinata												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											
E. scoparia scoparia												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											
E. flavicoma flavicoma												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											
G. hirsuta lanuginosa												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											
G. boissierianum												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											
G. prostrata lusitanica												
FBF	1											
F	2											
FS	1											
SD	2											
DVG	1											
LSD	2											
BVG	1											
LSB	2											
DM	1											
APS	2											

	PB	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
H. atriplicifolium atiplicifolium	FBF												
	F				****	***	***						
	FS				****	**	**						
	SD												
	DVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	LSD	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	BVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	LSB												
	DM												
	APS												
L. stoechas	FBF				****	***	***						
	F			**	***	***	***						
	FS				***	***	***						
	SD												
	DVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	LSD	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	BVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	LSB												
	DM												
	APS												
L. narbonense	FBF												
	F				*	**	*						
	FS												
	SD												
	DVG	***	***	***	***	***	***	*	*	*	*	*	***
	LSD	***	***	***	***	***	***	*	*	*	*	*	***
	BVG	***	***	***	***	***	***	*	*	*	*	*	***
	LSB												
	DM												
	APS												
P. purpurea	FBF				****	***	***						
	F				****	***	***						
	FS				****	***	***						
	SD												
	DVG	*	*	***	***	***	***	*	*	*	*	*	*
	LSD	*	*	***	***	***	***	*	*	*	*	*	*
	BVG	*	*	**	**	**	**	*	*	*	*	*	*
	LSB												
	DM												
	APS												
S. verrucosa	FBF				***	***	***						
	F				***	***	***						
	FS				****	****	****						
	SD												
	DVG	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	LSD	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	BVG	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	LSB												
	DM												
	APS												
S. baetica	FBF				****	***	***						
	F				****	***	***						
	FS				****	***	***						
	SD												
	DVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	LSD	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	BVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	LSB												
	DM												
	APS												
T. reverchonii	FBF				****	***	***						
	F				****	***	***						
	FS				****	***	***						
	SD												
	DVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	LSD	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	BVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	*
	LSB												
	DM												
	APS												

PB	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
U. baeticus baeticus	FBF				****	***	***					
	F				****	***	***					
	FS				****	***	***					
	SD											
	DVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*
	LSD	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*
	BVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*
	LSB											
	DM											
	APS											

Taxones muestreados fuera de las parcelas de estudio													
Serpentinás	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
E. flavicoma bermejense	FBF												
	F						**	**					
	FS												
	SD												
	DVG	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	LSD	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	BVG	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	LSB												
	DM												
	APS												
G. hirsuta lanuginosa	FBF												
	F					****	***						
	FS					****	***						
	SD												
	DVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	
	LSD	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	
	BVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*	
	LSB												
	DM												
	APS												

Gneises	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
G. hirsuta lanuginosa	FBF											
	F					****	***					
	FS					****	***					
	SD											
	DVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*
	LSD	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*
	BVG	*	*	*	*	***	***	*	*	*	*	*
	LSB											
	DM											
	APS											

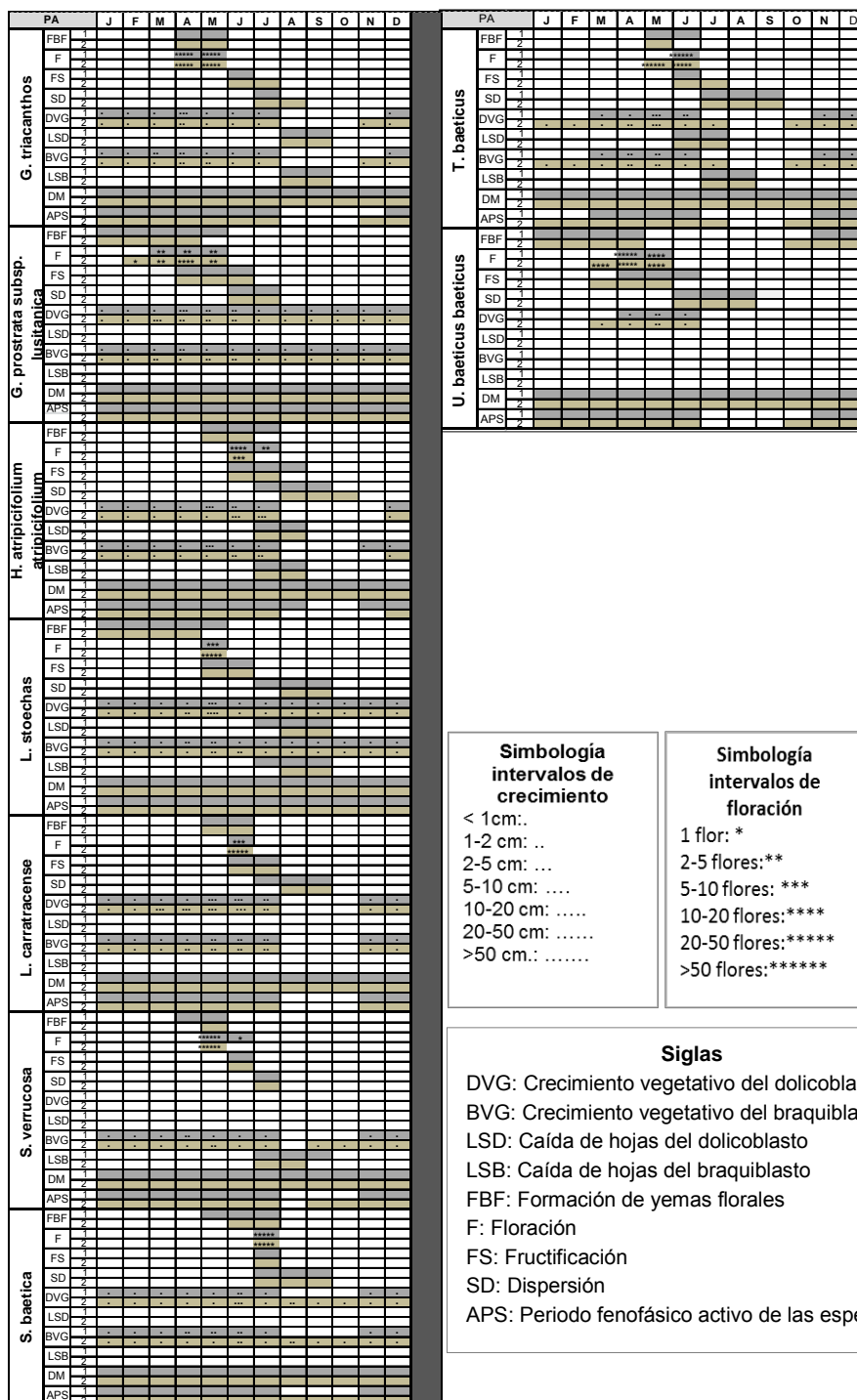
Simbología intervalos de crecimiento													
<p>< 1cm.: ..</p> <p>1-2 cm.: ..</p> <p>2-5 cm.: ...</p> <p>5-10 cm.:</p> <p>10-20 cm.:</p> <p>20-50 cm.:</p> <p>>50 cm.:</p>													

Simbología intervalos de floración													
<p>1 flor: *</p> <p>2-5 flores:**</p> <p>5-10 flores: ***</p> <p>10-20 flores:****</p> <p>20-50 flores:*****</p> <p>>50 flores:*****</p>													

Siglas													
<p>DVG: Crecimiento vegetativo del dolicoblasto</p> <p>BVG: Crecimiento vegetativo del braquiblasto</p> <p>LSD: Caída de hojas del dolicoblasto</p> <p>LSB: Caída de hojas del braquiblasto</p> <p>FBF: Formación de yemas florales</p> <p>F: Floración</p> <p>FS: Fructificación</p> <p>SD: Dispersión</p> <p>APS: Periodo fenofásico activo de las especies</p>													

B) Calendarios fenofásicos de los taxones de PA.

PA													PA												
J													J												
F													F												
M													M												
A													A												
M													M												
J													J												
J													J												
A													A												
S													S												
O													O												
N													N												
D													D												
A. serpyllifolium malacitanum													C. salvifolius												
FBF	1												FBF	1											
F	2												F	2											
FS	1												FS	1											
SD	2												SD	2											
DVG	1												DVG	1											
LSD	2												LSD	2											
BVG	1												BVG	1											
LSB	2												LSB	2											
DM	1												DM	1											
APS	2												APS	2											
A. colorata													E. scoparia scoparia												
FBF	1												FBF	1											
F	2												F	2											
FS	1												FS	1											
SD	2												SD	2											
DVG	1												DVG	1											
LSD	2												LSD	2											
BVG	1												BVG	1											
LSB	2												LSB	2											
DM	1												DM	1											
APS	2												APS	2											
B. retusum retusum													E. flavicoma flavicoma												
FBF	1												FBF	1											
F	2												F	2											
FS	1												FS	1											
SD	2												SD	2											
DVG	1												DVG	1											
LSD	2												LSD	2											
BVG	1												BVG	1											
LSB	2												LSB	2											
DM	1												DM	1											
APS	2												APS	2											
C. distachya													F. thymifolia												
FBF	1												FBF	1											
F	2												F	2											
FS	1												FS	1											
SD	2												SD	2											
DVG	1												DVG	1											
LSD	2												LSD	2											
BVG	1												BVG	1											
LSB	2												LSB	2											
DM	1												DM	1											
APS	2												APS	2											
C. haenseleri													G. boissierianum												
FBF	1												FBF	1											
F	2												F	2											
FS	1												FS	1											
SD	2												SD	2											
DVG	1												DVG	1											
LSD	2												LSD	2											
BVG	1												BVG	1											
LSB	2												LSB	2											
DM	1												DM	1											
APS	2												APS	2											
C. populifolius major													G. hirsuta lanuginosa												
FBF	1												FBF	1											
F	2												F	2											
FS	1												FS	1											
SD	2												SD	2											
DVG	1												DVG	1											
LSD	2												LSD	2											
BVG	1												BVG	1											
LSB	2												LSB	2											
DM	1												DM	1											
APS	2												APS	2											



Apéndice III.- Índices fenofásicos de los taxones estudiados en PB y PA. (APS) Periodo fenofásico activo de las especies, (RVA) Índice de actividad reproductiva/vegetativa de las especies, (PSI) Grado de superposición de fenofases reproductivas y vegetativas, (PPT) Patrón fenofásico.

PARCELA BAJA							
Taxon / Índice	APS		RVA		PSI		PPT
Año de muestreo	Año 1	Año 2	Año 1	Año 2	Año 1	Año 2	
<i>A. montana intricata</i>	-	11	-	0,27	-	0,91	III
<i>B. retusum retusum</i>	8	9	0,50	1,00	1,00	1,00	III
<i>B. acutifolium</i>	-	11	-	0,56	-	0,60	III
<i>B. rigidum rigidum</i>	9	10	0,67	0,43	0,50	0,44	III
<i>C. distachya</i>	7	10	0,29	0,30	0,70	0,71	I
<i>C. salviifolius</i>	10	11	0,40	0,36	0,71	0,71	I
<i>D. obscura laciniata</i>	10	10	0,40	0,30	0,60	0,67	I
<i>E. scoparia scoparia</i>	9	11	0,43	0,90	0,90	0,55	I
<i>E. flavicoma bermejense</i>	-	10	-	0,22	-	0,75	III
<i>E. flavicoma flavicoma</i>	9	11	0,22	0,20	0,73	0,75	I
<i>G. boissierianum</i>	9	9	0,44	0,44	0,67	0,73	III
<i>G. hirsuta lanuginosa (gneis)</i>	7	-	0,71	-	0,45		III
<i>G. hirsuta lanuginosa</i>	6	7	0,60	0,50	0,63	0,67	III
<i>H. atripicifolium atripicifolium</i>	9	10	0,44	0,44	0,60	0,67	I
<i>L. stoechas</i>	12	12	0,50	0,58	0,63	0,55	I
<i>L. narbonense</i>	-	9	-	0,33	-	0,69	I
<i>G. prostrata lusitanica</i>	12	12	0,42	0,42	0,60	0,67	I
<i>P. purpurea</i>	11	11	0,36	0,45	0,73	0,63	I
<i>S. verrucosa</i>	9	9	0,33	0,33	0,64	0,60	I
<i>S. baetica</i>	12	12	0,17	0,17	0,80	0,80	III
<i>T. reverchonii</i>	12	12	0,25	0,25	0,80	0,80	III
<i>U. baeticus baeticus</i>	7	9	1,50	1,60	0,54	0,56	II
PARCELA ALTA							
Taxon / Índice	APS		RVA		PSI		PPT
Año de muestreo	Año 1	Año 2	Año 1	Año 2	Año 1	Año 2	
<i>A. serpyllifolium malacitanum</i>	12	12	0,33	0,33	0,71	0,71	I
<i>A. colorata</i>	9	10	0,57	0,33	0,69	0,71	III
<i>B. retusum retusum</i>	7	9	1,00	1,50	0,75	0,60	III
<i>C. distachya</i>	7	9	0,43	0,33	0,64	0,75	I
<i>C. haenseleri</i>		10		0,30	-	0,71	III
<i>C. salviifolius</i>	9	10	0,44	0,40	0,69	0,71	I
<i>C. populifolius major</i>	3	5	0,67	0,75	0,60	0,80	II
<i>E. scoparia scoparia</i>	8	11	0,60	1,43	0,88	0,63	I
<i>E. flavicoma flavicoma</i>	9	9	0,22	0,22	0,67	0,82	I
<i>F. thymifolia</i>	9	10	0,44	0,30	0,45	0,60	I
<i>G. boissierianum</i>	6	6	1,00	0,40	0,57	0,67	III
<i>G. triacanthos</i>	8	9	0,38	0,44	0,67	0,69	I
<i>G. hirsuta lanuginosa</i>	6	7	0,40	0,50	0,71	0,67	III
<i>G. prostrata lusitanica</i>	12	12	0,50	0,50	0,60	0,60	I
<i>H. atripicifolium atripicifolium</i>	10	8	0,44	0,38	0,62	0,73	I
<i>L. stoechas</i>	12	12	0,50	0,50	0,40	0,41	I
<i>L. carratricense</i>	9	9	0,33	0,33	0,75	0,75	I
<i>S. verrucosa</i>	9	11	0,33	0,18	0,69	0,79	I
<i>S. baetica</i>	9	12	0,33	0,17	0,69	0,80	III
<i>T. baeticus</i>	6	10	0,33	0,30	0,67	0,77	I
<i>U. baeticus baeticus</i>	8	9	2,67	2,00	0,73	0,64	II

Capítulo 2

Tipos funcionales de la flora serpentinícola Sur-Ibérica. Ecomorfología

1. Introducción

Los **cambios ambientales** (climáticos, atmosféricos, usos del suelo y cambios en la biodiversidad) están desencadenando cambios en los ecosistemas muy impredecibles. De ahí la necesidad de estudiar y comprender los caracteres funcionales de las plantas que componen los ecosistemas para poder predecir cómo éstas responderán a dichas modificaciones (Kattge et al., 2011; Pyšek et al., 1995; Chapin et al., 1997; de Frutos et al., 2015) generalizando y simplificando los ecosistemas a un número de **grupos funcionales de plantas (PFG's)** en lugar de tener que tratar con todas las especies (Díaz Barradas et al., 1999; García-Mora et al., 1999; Petchey, 2002; Grime et al., 1996; Duckworth et al., 2000). Se define como grupo funcional (**PFG**) a un grupo de plantas funcionalmente similares. Los grupos funcionales pueden ser usados en modelos de ecología general (Box, 1996) y suelen estar basados en **atributos comunes** más que en relaciones filogenéticas (Díaz & Cabido, 2001) o aproximaciones taxonómicas (Duckworth et al., 2000).

Las asociaciones entre **tipo funcional** y **respuesta de la planta** y su **significado adaptativo**, han llevado a definir algunas asociaciones ecológicas por muchos autores, como Cornelissen et al. (2003). Éstas han sido revisadas y modificadas atendiendo a Pérez Latorre et al. (2002) y descritas para este trabajo de tesis doctoral (Apéndice I). Por ejemplo, la altura de la planta o la consistencia de la hoja suelen ser caracteres que están relacionados con la competitividad del taxón y su persistencia en el ecosistema en el que habita, y por supuesto muy relacionados con el clima (Cornelissen et al., 2003; Pérez Latorre et al., 2002).

Los caracteres ecomorfológicos o tipos funcionales han sido estudiados y clasificados por varios autores como: Humboldt (1806), Grisebach (1872), Warming

(1884, 1909), Schimper (1903), Raunkiaer (1904), Kearney & Shantz (1912), Du Rietz (1931), Dansereau (1951), Gimingham (1951), K  chler (1967), Lazca & Fekete (1969), Fekete & Lazca (1970), Mooney (1974), Orshan (1986), Noble & Slayter (1980), Box (1987), entre otros, y propuestos como una **combinaci  n de caracteres an  tmicos, morfol  gicos y fenol  gicos con significado adaptativo**. Orshan (1982, 1986) considera que cada car  cter es independiente de los dem  s y que cada planta o comunidad vegetal puede ser definida mediante la expresi  n de estos caracteres. Todos estos estudios han contribuido al conocimiento de los **procesos ecosist  micos** permitiendo aceptar asunciones como que:

- la **resiliencia y resistencia** de los ecosistemas est   muy influenciada por los caracteres funcionales de las especies de plantas dominantes (D  az & Cabido, 2001)
- que **a mayor diversidad de especies, un mayor rango tipos funcionales** tendr  n cabida en el ecosistema, lo que proporcionar   un uso m  s eficiente de los recursos en un medio variable en espacio y tiempo (Loreau, 1998, 2000).
- que cuantas **m  s especies redundantes** haya, **la probabilidad de que se interrumpa una funci  n en el ecosistema es menor** aunque podr  a ocurrir que la presencia de especies minoritarias en los diferentes grupos funcionales contribuyan a la respuesta general ante factores ambientales de perturbaci  n (D  az & Cabido, 2001)
- o que la **expresi  n de la adaptaci  n evolutiva** de las plantas puede ser debida al **clima** donde se desarrollan, lo que permite hacer comparaciones entre floras de distintos lugares del planeta (Orshan 1982, 1983, 1986, 1989a; Box, 1996) y los grupos funcionales pueden ser usados como una herramienta para describir la fisiolog  a y estructura de las plantas y comunidades vegetales.

Estas contribuciones y asunciones de tipo ecol  gico, dejan patente que el estudio del ecosistema mediante PFG's, o incluso mediante modelos de din  mica global de la vegetaci  n, como apuntan nuevas l  neas de investigaci  n (DGVM, Boulangeat et al., 2012), pueden ser muy   tiles para la **conservaci  n**.

La importancia del estudio de los caracteres funcionales es bastante patente y por ello, han surgido **manuales** que han puesto a punto la compilaci  n de datos funcionales de las plantas en cualquier ecosistema del mundo (por ejemplo, el manual propuesto por Cornelissen et al. (2003), que fue modificado y ampliado por P  rez-Harguindeguy (2013)). Hay muchos estudios sobre tipos funcionales utilizando estas metodolog  as

(como las propuestas por Orshan, 1986, 1989a), especialmente en el **ecosistema Mediterráneo** tanto de Australia (Pate et al., 1984), Chile (Orshan et al. 1984; Montenegro et al., 1989), Francia (Floret et al., 1987; Romane 1987; Floret, 1990;), Israel (Danin & Orshan, 1990; Keshet et al., 1990) y España (Pérez Latorre et al., 1995, 2001; Caritat et al., 1997; Castro Díez & Montserrat-Martí, 1998; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002, 2006; Pérez Latorre et al., 1995; Guardia et al., 1998; Pérez Latorre et al., 2007). En la actualidad, existen una gran cantidad de **bases de datos** que compilan información de caracteres funcionales de las plantas como TRY (“global database of plant traits”) (Kattge et al., 2011) y otros ejemplos (Díaz et al., 2004; Wright et al., 2004; Kleyer et al., 2008; Cornwell et al., 2008; Chave et al., 2009; Paula et al., 2009; Baraloto et al., 2010; Zanne et al., 2009; Fortunel et al., 2009; Patiño et al., 2012). Los datos de esta memoria de tesis doctoral se incorporarán a TRY database.

Hasta el momento, apenas existen estudios relacionados con tipos funcionales de ecosistemas serpentínicos en el mundo, ni tampoco en España, a pesar de que las plantas que viven en suelos tóxicos presentan caracteres de adaptación, por ejemplo, a la sequía, como es el caso de los gipsófitos (Hodgson et al., 1994).

Partiendo de la idea de que el **filtro que ejerce el hábitat** es decisivo para los caracteres funcionales de las plantas, los ecosistemas serpentínicos se caracterizan por albergar **plantas con adaptaciones al bajo contenido en nutrientes** de los suelos, al **bajo contenido hídrico**, al **alto contenido en metales pesados**, al alto contenido en **Mg** y a su **pH** (Rune, 1953; Whittaker, 1954; Kruckeberg, 2002; Krause, 1958; Ornduff, 1974; Proctor & Woodell, 1975; Brooks, 1987; Roberts & Proctor, 1992; Baker et al., 1992), junto con las adaptaciones generales propias al clima Mediterráneo en el que habitan (Yablon, 2013).

Las **adaptaciones de significado serpentínico**, incluyen de forma generalizada que las plantas que viven sobre serpentinias poseen **hojas de reducido tamaño** en comparación con taxones que habitan en otros sustratos, **hojas más suculentas**, **macrorrizia** (raíces grandes), **plagiotropismo** (estructuras más compactas y pulvinulares) y **nanismo** (menor biomasa o tamaño de la planta puesto que sus tasas de crecimiento son reducidas), **glabrescencia**, **acumulación de metales a nivel de raíz** (y por tanto limitación del crecimiento y de la penetración en el suelo de la raíz), y adaptaciones ante el recurrente **fuego** en el ecosistema mediterráneo (Pichi-Sermolli,

1948; Mooney & Dunn, 1970; Antonovics et al., 1971; Parsons, 1976; Smith & Bradshaw, 1979; Macnair, 1983; Kruckeberg, 1984; Baker, 1987; Brooks, 1987; Tibbets & Smith, 1992; Mota et al., 1993; Fonseca, et al., 2000; Hall, 2002; Safford & Harrison, 2004; Brady et al., 2005; Kazakou et al., 2008; Harrison & Rajakaruna, 2011; Adamidis et al., 2014).

Entre las adaptaciones más generales y **debidas al clima Mediterráneo**, se han detectado, por ejemplo, la presencia de **espinas**, **corteza** y de otros órganos especializados como los **pelos o tricomas** (Heath, 1954; Stalfelt, 1956; Larcher, 1981), los cuales podrían envolver significados adaptativos relacionados con la propia defensa de la planta contra la herbivoría o el **xerofitismo** (Cornelissen et al., 2003). El **tamaño de la hoja** o el **color** de la misma pueden ser caracteres muy relacionados con esta última idea (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002), ya que hojas de corta duración, poca superficie y, por tanto, de poca inversión en su construcción, son una buena estrategia para ecosistemas Mediterráneos (Rodríguez-Gallego et al., 2015). También lo son las hojas más delgadas en el sentido de **malacofilia** (Rodríguez-Gallego et al., 2015). La presencia de **dimorfismo estacional** (Orshan, 1964; Escudero et al., 2015), es decir oscilación de la masa fotosintética a lo largo del ciclo estacional (Palacio et al., 2007; Montserrat-Martí et al., 2011), ha sido ya señalada por muchos autores para estos ambientes de clima Mediterráneo donde predomina la aridez en el verano (Orshan, 1989a; Aronne & de Micco, 2001) y por tanto las plantas reducen la transpiración y respiración durante dicho período (Mooney et al., 1975). También existen caracteres relacionados con la parte subterránea de la planta, es decir, grandes **raíces o sistemas radiculares** verticales/horizontales pueden ayudar a las plantas a sobrevivir a la dureza del verano mediterráneo (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). Más específicamente, algunas de las plantas que viven estrictamente sobre yesos (gipsófitos) muestran raíces apicales profundas con capacidad de almacenamiento de agua (Mota et al., 2011). El sistema radical también puede tener implicaciones ecológicas relacionadas con la disponibilidad de los nutrientes (Milla, 2005) y además pueden ser caracteres que porten información muy relevante a la hora de la persistencia de las especies tras el fuego (Cornelissen et al., 2003).

Hay caracteres que pueden dar **información más concreta** de las **adaptaciones a la propia comunidad** como pueden ser el **diámetro de copa**, o la **inserción de la**

hoja en el tallo, que pueden estar relacionados con la luminosidad en el ecosistema. También el **tipo trófico** puede reflejar adaptaciones muy concretas a la disponibilidad de nutrientes (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). Por último, los caracteres de **tipo fenológico** (estacionalidad y duración de la hoja), pueden considerarse como una estrategia para conservar nutrientes en ecosistemas con alto estrés (Milla, 2004).

El **objetivo** general de este capítulo es explorar los patrones de variación de los caracteres funcionales (37 caracteres en total) en los taxones del ecosistema serpentínico de matorral de Sierra Bermeja estudiados (28 táxones en total).

Se pretende abordar los siguientes puntos:

- (1) Estudiar y conocer exhaustivamente los caracteres funcionales de las plantas que viven en las serpentinias del Sur de la Península para comprender el funcionamiento de este ecosistema.
- (2) Comprobar entre todos los caracteres funcionales (o caracteres ecomorfológicos) estudiados, cuáles son los que mejor definen a estas plantas mediterráneas y serpentínicas.
- (3) Identificar los grupos funcionales que mejor definan a estos ecosistemas, de forma que éstos puedan ser empleados en biología de la conservación y en la gestión de los mismos, especialmente de cara a los posibles cambios o perturbaciones que puedan darse en el medio.

2. Materiales y Métodos

2.1. Área de estudio y especies

El estudio de tipos funcionales se ha llevado a cabo en las dos parcelas de estudio (PB y PA) detalladas en el capítulo “Área y taxones de estudio” y para los taxones recogidos en la tabla 6 de ese mismo capítulo. Debido a que la selección de los taxones en las parcelas se hizo mediante inventario fitosociológico, muchas de las plantas estudiadas son comunes para ambas parcelas.

2.2. Recolección de datos

La información relativa a cada carácter funcional y para los diferentes táxones de estudio fue obtenida mediante prospecciones de campo, principalmente en los meses de

febrero a julio de 2012, para las dos parcelas de estudio. Para algunos taxones, fue necesario tomar los datos al año siguiente (2013), en la misma época.

Los caracteres funcionales han sido medidos en individuos robustos y adultos, árido-activos, localizados en un hábitat de buenas condiciones ambientales y sin sombra. Las plantas que estaban fuertemente afectadas por la herbivoría o patógenos, fueron excluidas (Cornelissen et al., 2003). La medición se hace en el momento de máximo vegetativo y reproductivo de la comunidad (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002), que para este ecosistema son los meses de primavera, según el estudio fenológico realizado (Capítulo 4). Pero hay determinados caracteres ecomorfológicos, especialmente los de tipo fenomorfológico, como por ejemplo la caída periódica de órganos, la longevidad de las hojas y la estacionalidad de órganos asimiladores, que necesitan conocer el ciclo de anual de la planta completo.

Puesto que parte del objetivo de este trabajo es utilizar la información de forma comparativa entre las especies, es posible trabajar con una o pocas réplicas para cada especie, asumiendo que se elige el evento más frecuente, ya que el objetivo de este estudio es muestrear cuantas más especies diferentes mejor (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Aun así, la toma de datos se realizó observando, cuando fuese posible por la estructura poblacional, un mínimo de 10 individuos de cada especie en cada parcela, algunos de ellos marcados.

Se tomaron los datos de los caracteres definidos en el Apéndice I siguiendo a Orshan (1986), Cornelissen et al. (2003) y Pérez-Harguindeguy et al. (2013), con algunas modificaciones cuando fue necesario. Para ello, se utilizó en campo una ficha ecomorfológica (con los 37 caracteres estudiados y la expresión de cada carácter), como la que se muestra en el Apéndice II.

2.3. Análisis de los datos

El estudio de los caracteres funcionales permitió realizar las **descripciones ecomorfológicas** de cada una de las especies de las parcelas.

Con todos estos caracteres, se confeccionó una **matriz** compuesta por 37 caracteres funcionales (variables) × 20 táxones (casos) para PB, y otra matriz para PA compuesta por 21 táxones (casos) y las mismas 37 variables. A dicha matriz, se le

aplicaron test estadísticos para conocer cuáles son los caracteres funcionales (PFT's) que tienen mayor peso a la hora de describir el ecosistema en cuestión y cuáles son los principales grupos funcionales de plantas (PFG's).

Para ello, cada una de las matrices fue tipificada, debido a que todas las variables o caracteres no son medidos en las mismas unidades: las variables fueron normalizadas usando el cociente entre la desviación estándar (Hammer, 1999-2012):

$$Z = X - \text{media} / \sigma$$

Para determinar cuáles eran los principales **patrones de variación** entre los caracteres ecomorfológicos de las plantas que viven en los ecosistemas serpentínicos estudiados, se usó el **análisis de componentes principales** (ACP). Éstos han sido llevados a cabo con el software libre PAST ver. 2.17 (Hammer et al., 2001). Puesto que todos los caracteres estudiados no eran cuantitativos, se hizo una **selección** previa de los **cuantitativos** y **semi-cuantitativos** de la matriz original para dicho análisis, e incluso algunos de los caracteres se han transformado a semi-cuantitativos.

Para conocer los principales PFG's (**grupos funcionales de plantas**), se utilizó el **análisis de cluster**, con el software PAST. Primero se llevó a cabo un análisis de cluster en "Q-mode", con los 43 caracteres totales, con objeto de ver qué variables eran más explicativas y reducir las variables a aquellas más representativas. De los 37 caracteres de partida, nos quedamos con los 11 caracteres cuantitativos y semi-cuantitativos indicados en la tabla 1. Una vez reducidas las variables, se hicieron dos análisis de clúster para obtener los dendrogramas que mostrasen la agrupación jerárquica de las plantas de ambas parcelas. Para ello, se utilizó el software PAST y se realizó un "classical clustering", mediante el método de Ward (índice de similitud; Hammer, 1999-2012), utilizando 1000 réplicas y distancia euclídea relativa.

Tanto el ACP (análisis de componentes principales) como el análisis de clúster fueron realizados para cada parcela de estudio separadamente, puesto que no había suficientes especies en común como para unir las parcelas.

Las variables o caracteres usados se encuentran en la tabla 1 y la metodología se resume en la fig. 1.

Tabla 1. Caracteres analizados en el ACP y en el análisis de clúster.

Carácter	Abreviatura	Clases en la matriz
Localización de las yemas de renuevo	RB	0 =Terófitos; 1 = Cr; 2 = H; 3 = Ch; 4 = Am; 5 = Ph.
Altura de la planta	H	0 = ≤ 10 cm.; 1 = 10-25 cm.; 2 = 25-50 cm.; 3 = 50-100 cm.; 4 = 1-2 m; 5 = 2-5 m; 6 = 5-10 m; 7 = 10-20 m; 8 = 20-30; 9 = > 30 m.
Diámetro de copa	CD	0 = < 10 cm.; 1 = 10-25 cm.; 2 = 25-50 cm.; 3 = 50-100 cm.; 4 = 1-2 m.; 5 = 2-5 m.; 6 = 5-10 m.; 7 = > 10 m.; 8 = Ninguna.
Densidad del dosel	DC	0 = < 10 %; 1 = 10-25 %; 2 = 25-50 %; 3 = 50-75 %; 4 = 75-90 %; 5 = > 90 %; 6= Ninguna.
Espinescencia	S	0 = Ausente; 1 = Tallos; 2 = Hojas; 3 = Tallos y hojas.
Tamaño de la hoja en cm ² - hojas de dolocoblastos	LSD	0 = Sin hojas; 1 = $\leq 0,10$ cm ² ; 2 = 0,10-0,25 cm ² ; 3=0,25-2,25 cm ² ; 4 = 2,25-12,25 cm ² ; 5 = 12,25-20,25 cm ² ; 6 = 20,25-56,25 cm ² ; 7 = 56,25-180,25 cm ² ; 8 = 180,25-1640,25 cm ² ; 9 =>1640,25 cm ² .
Tamaño de la hoja en cm ² - hojas de braquiblastos	LSB	Idem que LSD
Tomentosidad de la hoja	T	0 = no tomentosas; 1 = tomentosa sólo en haz o sólo en envés; 2 = ambas caras tomentosas.
Área hoja/ área de los tallos fotosintéticos (ratio)	PS	0 = ∞ ; 1 = ∞ a 1; 2 = 1; 3 = 1-0; 4 = 0.
Profundidad del sistema radical	DR	0 = < 10 cm.; 1 = 10-25 cm.; 2 = 25-50 cm.; 3 = 50-100 cm.; 4 = 1-2 m.; 5 = 2-5 m.; 6 = > 5 m.; 7 = None.
Tipo de rama	BT	0 = Sólo dolocoblastos; 1 = Sólo braquiblastos; 2 = Ambos tipos.

Todos los caracteres de la tabla 1 fueron usados para los ACP's, a excepción de BT, por su carácter de variable cualitativa, y a excepción de DC y CD, que son caracteres muy concretos y muy relacionados con el ecosistema (Pérez Latorre et al., 2002). Para los análisis de clúster sí se utilizaron todos los caracteres de la tabla 1.

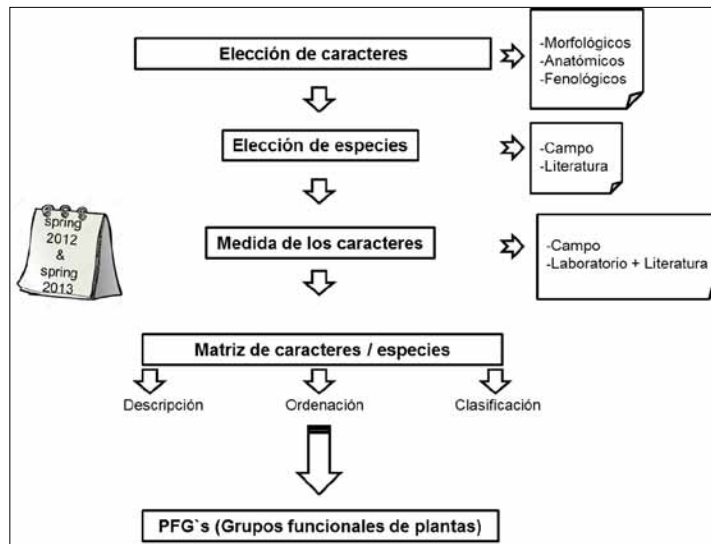


Figura 1. Resumen de la metodología. Creación propia basada en Duckworth et al. (2000).

2.4. Índice SRi

Siguiendo a Pérez Latorre & Cabezudo (2002, 2006), calculamos el índice SRi ("Strategies Richness index"), que se define como el ratio entre el número de grupos funcionales (FG) o coenomorfos y el número total de especies de la comunidad.

3. Resultados

3.1. Estudio detallado de los taxones que viven sobre las serpentinizaciones: descripciones ecomorfológicas

3.1.1. De los taxones estudiados en la Parcela Baja (PB)

Arenaria montana subsp. *intricata*

Mata herbácea. Caméfito sufruticoso escandente, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa menor de 10 cm. y densidad de copa menor del 10 %. Tallos y ramas hemífilos. Sin corteza. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, ambas caras verdes,

insertadas principalmente en horizontal, ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y de 1-2 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos leptófilas con área entre 0.1-0.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y de menos de 1 mm. de anchura. La duración de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y en braquiblastos, con caída parcial estacional de hojas. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz vertical, con una profundidad de 25-50 cm., extensión de menos de 10 cm., y sin modificaciones. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración primaveral. Crecimiento biestacional (invierno-primavera). Multiplicación vegetativa ausente. Muerte de la planta tras el fuego. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Brachypodium retusum subsp. *retusum*

Mata herbácea. Caméfito sufruticoso graminóide, siempreverde, árido-activo, con caída basípeta de ramas. Altura máxima entre 10-25 cm., diámetro de copa sobre 50-100 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta hemíxila. Corteza lisa de menos de 2 mm. de espesor que no se desprende. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, verdes, insertadas principalmente en vertical, ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 2-5 cm. de longitud y 3-5 de anchura. Hojas de braquiblastos leptófilas con área entre 0.1-0.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y 2-3 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y entre 6-14 meses en braquiblastos, sin caída parcial estacional en verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de menos de 10 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones, con tallos subterráneos en forma de estolón. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración en verano. Crecimiento primaveral. Multiplicación vegetativa mediante órganos subterráneos. Regeneración vegetativa mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cariopsis).

Bupleurum acutifolium

Mata herbácea. Caméfito sufruticoso, siempreverde, árido-activo, con caída basípeta de ramas. Altura máxima entre 50 -100 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa sobre 25-50 %. Planta hemíxila. Corteza fibrosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, glaucas, insertadas principalmente en horizontal, glabras y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 5-10 cm. de longitud y 2-3 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 2-5 cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses, en dolicoblastos y entre 6-14 meses en braquiblastos, con caída parcial estacional en verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 25-50 cm., extensión de menos de 10 cm., con lignotúber y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5

años. Floración en verano. Crecimiento biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego por yemas epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (diaquenio).

Bupleurum rigidum subsp. *rigidum*

Mata herbácea. Hemicriptófito escaposo, siempreverde, árido-pasivo, con caída de tallos. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa 10-25 %. Planta hemíxila. Sin corteza. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos. Todas son malacófilas, ambas caras verdes, insertadas principalmente en horizontal, sin tomentosidad y sin resinas. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 5-10 cm. de longitud y 10-20 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses, con caída total en el verano-otoño. Sin tallos fotosintéticos. Raíz vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., con tallos subterráneos modificados en rizoma. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración y crecimiento en verano. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (diaquenio).

Carex distachya

Mata herbácea graminoide. Geófito cespitoso, siempreverde, árido-activo, sin desprendimiento de órganos (las hojas permanecen secas en el cuerpo de la planta). Altura máxima menor de 10 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa sobre 75-90 %. Planta hemíxila. Sin corteza. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos. Todas son malacófilas, verdes, insertadas principalmente en vertical, glabras y sin resinas. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 10-20 cm. de longitud y menos de 1 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses, sin caída estacional, pero las hojas secas permanecen en el cuerpo de la planta. Sin tallos fotosintéticos. Raíz hemisférica, que puede alcanzar una profundidad de hasta 10 cm., extensión de menos de 10 cm. y tallos tuberosos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración en primavera. Crecimiento biestacional (desde invierno hasta otoño pero con parada estacional en verano). Sin multiplicación vegetativa. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas bajo el suelo. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (aquenio).

Observación: según Blanca et al. (2011) se trata de un hemicriptófito. Para este estudio, lo hemos considerado un criptófito puesto que los renuevos proceden de la parte subterránea de la planta.

Cistus salviifolius

Mata leñosa. Caméfito sufruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento basípeto de ramas. Altura máxima entre 50-100 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa

sobre 50-75 %. Planta holóxila. Corteza lisa de menos de 2 mm. de espesor que no se desprende. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, ambas caras verdes, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas, y con resinas concentradas en la época de verano. Hojas de dolicoblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y 10-20 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y 5-10 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 meses en braquiblastos, con caída parcial en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración primaveral. Crecimiento biestacional (invierno y primavera). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego ausente, aunque se produce regeneración de la planta por semillas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Observación: en Blanca et al. (2011) y en Castroviejo et al. (1986-2016) no se hace referencia a la presencia de resinas. Sin embargo, con este estudio se ha detectado la presencia de resinas sobre las hojas en verano.

Digitalis obscura subsp. *laciniata*

Mata leñosa. Caméfito sufruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 50-100 cm., diámetro de copa sobre 25-50 cm. y densidad de copa sobre 75-90 %. Planta holóxila. Corteza callosa de menos de 2 mm. de espesor que no se desprende. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, ambas caras verdes, insertadas principalmente en horizontal, glabras y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 5-10 cm. de longitud y 10-20 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 2-5 cm. de longitud y 5-10 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 meses en braquiblastos, con caída parcial estacional en verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz hemisférica, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de 10-25 cm., sin modificaciones y con rizoma. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración biestacional (primavera-verano). Crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Erica scoparia subsp. *scoparia*

Arbusto ericoide. Nanofanerófito fruticoso, siempreverde, árido-activo, con caída de hojas. Altura máxima entre 1-2 m., diámetro de copa sobre 50-100 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta holóxila. Corteza fibrosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir del

quinto año. Espinescencia ausente. Hojas en dolicoblastos que son malacófilas, ambas caras verdes, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos subleptófilas con área de menos de 0.10 cm^2 , de menos de 1 cm. de longitud y de menos de 1 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de 6-14 meses, con caída estacional de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que tiene una profundidad de 25-50 cm., extensión de menos de 10 cm., con lignotúber y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración biestacional (primavera-verano). Crecimiento biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Observación: según Blanca et al. (2011) las hojas son glabras. Para este estudio, las plantas estudiadas mostraron hojas tomentosas.

Euphorbia flavicoma subsp. *flavicoma*

Mata herbácea. Amfifito escandente (caméfito sufruticoso y geófito), siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa sobre 10-25 %. Planta hemíxila. Corteza lisa de menos de 2 mm. de espesor que no se desprende. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, verdes y glaucas, insertadas principalmente en horizontal, no tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre $0.25\text{-}2.25 \text{ cm}^2$, de 1-2 cm. de longitud y de 5-10 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos leptófilas con área entre $0.1\text{-}0.25 \text{ cm}^2$, de menos de 1 cm. de longitud y de 3-5 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 en braquiblastos, con caída estacional parcial de hojas. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración primaveral. Crecimiento biestacional (invierno-primavera). Multiplicación vegetativa por órganos subterráneos. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula tricoca).

Observación: según Blanca et al. (2011), se trata de una planta camefítica. Sin embargo, para este estudio se ha considerado que es amfifito (caméfito y geófito) ya que produce renuevos tanto por encima del suelo como bajo éste.

Galium boissieranum

Mata herbácea. Amfifito escandente (caméfito sufruticoso y geófito), siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa menor a 10 cm. y densidad de copa sobre 10-25 %. Planta hemíxila. Corteza fibrosa de menos de

2 mm. de espesor que se desprende después de un año. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, de haz verde y de envés blanco, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de menos de 1 cm. de longitud y de menos de 5-10 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos leptófilas con área entre 0.1-0.25 cm², de menos de 1 cm. de longitud y de 2-3 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 en braquiblastos y con caída parcial estacional de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos de 5-10 cm. de longitud y de 1-2 mm. de anchura y de menos de un año de longevidad. Raíz de tipo vertical con algunas raicillas en horizontal, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración en verano. Estación principal de crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa por órganos subterráneos. Regeneración vegetativa tras el fuego por yemas no epicórmicas bajo el suelo. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Observación: según Blanca et al. (2011), se trata de una planta camefítica. Sin embargo, para este estudio se ha considerado que es amfífito (caméfito y geófito) ya que produce renuevos tanto por encima del suelo como bajo éste.

Genista hirsuta subsp. *lanuginosa*

Mata leñosa. Caméfito fruticoso pulviniforme, siempreverde, árido-activo, con caída de ramas acrópeta. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa sobre 50-100 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta holóxila. Corteza flecosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende después del primer año. Tallos espinescentes. Hojas en braquiblastos. Todas son malacófilas, verdes y glaucas, insertadas principalmente en vertical, tomentosas en el envés y sin resinas. Hojas de braquiblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de menos de 1 cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses y con caída total de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos de 1-2 cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura y de 1-2 años de duración. Raíz de tipo vertical, con algunas raicillas, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración primaveral. Estación principal de crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta fijadora de nitrógeno. Fruto seco (legumbre).

Observación: en Blanca et al. (2011) se describe como caméfito sufruticoso / nanofanerófito, quizás se esté haciendo referencia a posibles diferencias entre las poblaciones de serpentin y las de fuera de dicho sustrato.

Glandora prostrata subsp. *lusitanica*

Mata leñosa. Caméfito sufruticoso, escandente, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa sobre 25-50 %. Planta holóxila. Corteza flecosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son semi-esclerófilas, verdes y glaucas, insertadas principalmente en vertical, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y 2-3 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos leptófilas con área entre 0.1-0.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 en braquiblastos, sin caída parcial estacional de hojas en el verano (las hojas se secan pero permanecen en el cuerpo de la planta). Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración invernal-primaveral. Estación principal de crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (núcula).

Halimium atriplicifolium subsp. *atriplicifolium*

Mata leñosa. Caméfito fruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 50-100 cm., diámetro de copa sobre 50-100 cm. y densidad de copa sobre 75-90 %. Planta holóxila. Corteza flecosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, ambas caras glaucas, insertadas principalmente en vertical, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 2-5 cm. de longitud y 10-20 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 2-5 cm. de longitud y 5-10 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en el caso de dolicoblastos y de 6-14 meses para las hojas de braquiblastos y con caída de hojas parcial en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración y crecimiento biestacionales (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego ausente, aunque se produce regeneración de la planta por semillas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Observación: en Blanca et al. (2011) se describe como un nanofanerófito. Para este estudio, se ha considerado un caméfito ya que la altura de la planta ronda los 80 cm.

Lavandula stoechas

Mata leñosa. Caméfito sufruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 50-100 cm., diámetro de copa sobre 50-100 cm. y densidad de copa sobre 25-50 %. Planta holóxila. Corteza flecosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, glaucas, insertadas en todas las transiciones, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas, con área entre 0.25-2.5 cm², de 1-2 cm. de longitud y de 2-3 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos subleptófilas con área menor de 0.10 cm², menores de 1 cm. de longitud y menores de 1 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 meses en braquiblastos, con caída parcial estacional de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical/horizontal, que puede alcanzar una profundidad de 10 cm., extensión de entre 25-50 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración y crecimiento biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego ausente, aunque se produce regeneración por semillas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (núcula).

Linum narbonense

Mata herbácea. Caméfito sufruticoso escandente, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 50-100 cm., diámetro de copa menor de 10 cm. y densidad de copa menor del 10 %. Planta hemíxila. Corteza lisa de menos de 2 mm. de espesor que no se desprende. Espinescencia ausente. Hojas en dolicoblastos. Todas son malacófilas, verdes, insertadas principalmente en vertical, ambas caras tomentosas (papilosas) y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y de 1-2 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y con caída parcial de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos de 20-50 cm. de longitud, de 1-2 mm. de anchura y de duración de 1-2 años. Raíz de tipo vertical, con algunas raicillas, que puede alcanzar una profundidad de 10 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración primaveral. Crecimiento biestacional (invierno-primavera). Multiplicación vegetativa ausente. Muerte de la planta tras el fuego. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Observación: en Blanca et al. (2011) se describe a este taxón como glabro. Sin embargo, las plantas estudiadas en este ecosistema, presentan pelos setosos en las hojas. A ello hay que añadir que el tamaño de los pétalos difiere con respecto a plantas de poblaciones dado por Blanca et al. (2011) (22-34 mm.; mientras que en las poblaciones muestreadas en este estudio es de 21-30 mm.) y el color del margen de la hoja, que es rojizo y algo revuelto en las plantas de serpentinias estudiadas.

Phlomis purpurea

Mata leñosa. Caméfito fruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 50-100 cm., diámetro de copa sobre 25-50 cm. y densidad de copa sobre 50-75 %. Planta holóxila. Corteza flecosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, glaucas y blancas, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 2-5 cm. de longitud y 10-20 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 2-5 cm. de longitud y de 5-10 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 meses en braquiblastos, y con caída parcial estacional de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz horizontal rizomatosa, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm. y extensión de 10-25 cm. La longevidad de la planta es de 2 -5 años. Floración primaveral. Crecimiento biestacional (invierno-primavera). Multiplicación vegetativa por órganos subterráneos. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas bajo el suelo. Planta autótrofa estricta. Fruto seco.

Observación: en Blanca et al. (2011) es considerado como un nanofanerófito. Para este estudio, se ha considerado un caméfito por la poca altura que alcanzan las plantas.

Sanguisorba verrucosa

Mata herbácea. Nanocaméfito rosulado, sufruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 10-25 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa sobre 75-90 %. Planta hemíxila. Sin corteza. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos. Todas son malacófilas, glaucas, insertadas principalmente en horizontal, tomentosas en el envés y sin resinas. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 5-10 cm. de longitud y de 5-10 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de 6-14 meses, con caída estacional parcial de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de menos de 10 cm., extensión de menos de 10 cm., sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración biestacional (primavera-verano). Estación principal de crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas aunque hay indicios de que su regeneración a partir de semillas podría verse favorecida por el fuego (ver apartado "Regeneración post-fuego" de este mismo capítulo). Planta autótrofa estricta. Fruto seco (aquenios).

Observación: según Blanca et al. (2011) se trata de un hemimicriptófito. Para este estudio, lo hemos considerado un caméfito, ya que durante todo el año presenta parte viva y yemas de renovación por encima del suelo.

Staezelina baetica

Mata leñosa. Caméfito sufruticoso pulviniforme, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa sobre 25-50 cm. y densidad de copa sobre 50-75 %. Planta holóxila. Corteza escamosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, verdes y blancas, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y menor 3-5 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y de 3-5 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y braquiblastos y sin caída estacional parcial de hojas en el verano (se secan en la planta pero no se desprenden de ellas). Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración en verano. Crecimiento biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (aquenio).

Teucrium reverchonii

Mata leñosa. Caméfito sufruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 10-25 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa sobre 25-50 %. Planta holóxila. Corteza escamosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, verdes y glaucas, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y de 3-5 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos leptófilas con área entre 0.1-0.25 cm², de menos de 1 cm. de longitud y de 1-2 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 en braquiblastos, con caída parcial estacional en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical-horizontal, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de 10-25 cm., con lignotúber y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración en verano. Crecimiento biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa mediante órganos subterráneos. Regeneración vegetativa mediante yemas epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (núcula).

Ulex baeticus subsp. *baeticus*

Arbusto espinescente. Nanofanerófito áfilo, siempreverde, árido-activo, con caída de ramas acrópeta. Altura máxima entre 1-2 m., diámetro de copa sobre 50-100 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta holóxila. Corteza fibrosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende

a partir del quinto año. Tallos espinescientes. Sin hojas. Tallos fotosintéticos (dolicoblastos) de 2-5 cm. de longitud y 2-3 mm. de anchura, que duran entre 1 y 2 años y con caída estacional (órganos asimiladores son ramas en vez de hojas). Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 50-100 cm., extensión de menos de 10 cm., con lignotúber y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración biestacional (invierno-primavera). Estación principal de crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa mediante yemas epicórmicas bajo el suelo. Planta con fijación de nitrógeno. Fruto seco (legumbre).

3.1.2. De los taxones estudiados en la Parcela Alta (PA)

Alyssum serpyllifolium subsp. *malacitanum*

Mata herbácea, camefítica, sufruticosa, siempreverde, árido-activa, con desprendimiento basípeto de ramas. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa 50-100 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta hemíxila. Corteza lisa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, glaucas en el haz y blancas en el envés, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de menos de 1 cm. de longitud y 3-5 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos subleptófilas con área menor de 0.1 cm², de menos de 1 cm. de longitud y de 1-2 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y braquiblastos, con caída estacional parcial en verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz principalmente vertical, que presenta algunas raíces de tipo horizontal, que puede alcanzar una profundidad de 25-50 cm., extensión de 10-25 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración y crecimiento biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Planta sin regeneración vegetativa tras el fuego. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (silícula latisepta).

Observación: en Blanca et al. (2011) se describe como amfifito (caméfito y criptófito). Para este estudio se ha considerado que su tipo biológico es caméfito puesto que no se han observado renuevos desde la parte subterránea de la planta.

Armeria colorata

Mata herbácea. Caméfito rosulado pulviniforme, siempreverde, árido-activo, con caída periódica de hojas. Altura máxima entre 10-25 cm., diámetro de copa 10-25 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta hemíxila. Corteza suberosa de menos de 2 mm. de espesor que no se desprende. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos, malacófilas, verde glaucas que se tornan a r ojas, insertadas principalmente en horizontal, glabras y sin resinas. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área menor 0.25-2.25 cm², de 2-5 cm. de longitud y de 3-5 mm.

de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses, con caída parcial estacional en verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración multiestacional (primavera-verano). Crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Planta sin regeneración vegetativa tras el fuego. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula o utrículo).

Brachypodium retusum subsp. *retusum*

Mata herbácea. Caméfito sufruticoso graminoide, siempreverde, árido-activo, con caída basípeta de ramas. Altura máxima entre 10-25 cm., diámetro de copa entre 50-100 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta hemíxila. Corteza lisa de menos de 2 mm. de espesor que no se desprende. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, verdes, insertadas principalmente en vertical, ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 2-5 cm. de longitud y 3-5 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos leptófilas con área entre 0.1-0.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y 2-3 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y entre 6-14 meses en braquiblastos, sin caída parcial estacional en verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de menos de 10 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones, con tallos subterráneos en forma de estolón. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración en verano. Crecimiento biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa. Regeneración vegetativa tras el fuego por yemas epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cariopsis).

Carex distachya

Mata herbácea graminoide. Geófito cespitoso, siempreverde, árido-activo, sin desprendimiento de órganos (se secan en la planta pero no se desprende de ellas). Altura máxima menor de 10 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa sobre 75-90 %. Planta hemíxila. Sin corteza. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos. Todas son malacófilas, verdes, insertadas principalmente en vertical, glabras y sin resinas. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 10-20 cm. de longitud y menos de 1 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses, sin caída estacional pero sí secado de hojas. Sin tallos fotosintéticos. Raíz hemisférica, que puede alcanzar una profundidad de hasta 10 cm., extensión de menos de 10 cm. y con tallos tuberosos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración en primavera. Crecimiento biestacional (invierno y primavera). Sin multiplicación vegetativa. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas bajo el suelo. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (aquenio).

Observación: según Blanca et al. (2011) se trata de un hemipterofito. Para este estudio, lo hemos considerado un criptofito puesto que los renuevos proceden de la parte subterránea de la planta.

Centaurea haenseleri

Mata herbácea. Hemipterofito rosulado, árido-pasivo (en agosto-septiembre desaparece). Altura menor de 10 cm., diámetro de copa menor de 10 cm. y densidad de copa entre 10-25 %. Planta hemixila. Sin corteza. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos. Todas son malacófilas, glaucas, insertadas principalmente en vertical, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área 2.25-12.25 cm², de 5-10 cm. de longitud y menos de 10-20 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses, con caída total en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 1-2 años. Floración en verano. Estación principal de crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa mediante órganos subterráneos, procedentes desde la raíz. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (aquenio).

Cistus populifolius subsp. *major*

Arbusto. Nanofanerofito fruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 50-100 cm., diámetro de copa entre 50-100 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta holóxila. Corteza lisa de menos de 2 mm. de espesor que no se desprende. Espinescencia ausente. Hojas en dolicoblastos y braquiblastos, todas son malacófilas, ambas caras verdes, insertadas principalmente en horizontal, glabras y sin resinas. Hojas de dolicoblastos microfilas con área entre 12.25-20.25 cm², de 10-20 cm. de longitud y 20-50 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas de 2.25-12.25 cm², de 5-10 cm. de longitud, y de 10-20 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de 6-14 meses en dolicoblastos y de menos de 6 meses en braquiblastos, con caída estacional parcial en verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical/horizontal, que puede alcanzar una profundidad de 25-50 cm., extensión de 10-25 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración primaveral. Crecimiento biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Regenera mediante semillas según Ojeda et al. (1996). Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Cistus salviifolius

Mata leñosa. Camefítico sufruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento basípeto de ramas. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa entre 25-50 cm. y densidad de copa entre 25-50 %. Planta holóxila. Corteza lisa de menos de 2 mm. de espesor que no se

desprende. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, ambas caras verdes, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas, y con resinas. Hojas de dolicoblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y 10-20 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y 5-10 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 meses en braquiblastos, con caída estacional parcial en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Crecimiento y floración en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego ausente, aunque se produce regeneración de la planta por semillas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Observación: en Blanca et al. (2011) y en Castroviejo et al. (1986-2016) no se hace referencia a la presencia de resinas. Sin embargo, con este estudio se ha detectado la presencia de resinas sobre las hojas en verano.

Erica scoparia subsp. *scoparia*

Arbusto ericoide. Nanofanerófito fruticoso, siempreverde, árido-activo, con caída de hojas. Altura máxima entre 1-2 m., diámetro de copa sobre 50-100 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta holóxila. Corteza fibrosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir del quinto año. Espinescencia ausente. Hojas en dolicoblastos. Todas son malacófilas, ambas caras verdes, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos subleptófilas con área de menos de 0.10 cm², de menos de 1 cm. de longitud y de menos de 1 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de 6-14 meses, con caída estacional parcial de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que tiene una profundidad de 25-50 cm., extensión de menos de 10 cm., con lignotúber y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Crecimiento y floración biestacionales (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Observación: según Blanca et al. (2011) las hojas son glabras. Para este estudio, las plantas estudiadas mostraron hojas tomentosas.

Euphorbia flavicoma subsp. *flavicoma*

Mata herbácea. Amfífito escandente (caméfito sufruticoso y geófito), siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa sobre 10-25 %. Planta hemíxila. Corteza lisa de menos de 2 mm. de espesor que no se desprende. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, verdes y glaucas, insertadas principalmente en horizontal, no

tomentosas y sin resinas. Hojas de dolíoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y de 5-10 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos leptófilas con área entre 0.1-0.25 cm², de menos de 1 cm. de longitud y de 2-5 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolíoblastos y de 6-14 meses las de braquiblastos, con caída estacional parcial en verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Crecimiento y floración biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa por órganos subterráneos. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula tricoca).

Observación: según Blanca et al. (2011), se trata de una planta camefítica. Sin embargo, para este estudio se ha considerado que es amfífita (caméfita y geófita) ya que produce renuevos tanto por encima del suelo como bajo éste.

Fumana thymifolia

Mata leñosa. Caméfita sufruticosa, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura de la planta menor de 10 cm., diámetro de copa menor de 10 cm. y densidad de copa entre 25-50 %. Planta holóxila. Corteza flecosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende tras 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolíoblastos. Todas son malacófilas, verdes, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolíoblastos subleptófilas con área menor de 0.1 cm², menores de 1 cm. de longitud y de menos de 1 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos subleptófilas con área menor de 0.1 cm², de menos de 1 cm. de longitud y menos de 1 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de 6-14 meses en dolíoblastos y en braquiblastos, con caída parcial estacional en verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración y crecimiento multiestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante semillas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Galium boissieranum

Mata herbácea. Amfífita escandente (caméfita sufruticosa y geófita), siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa menor a 10 cm. y densidad de copa entre 10-25 %. Planta hemíxila. Corteza fibrosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende después de un año. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolíoblastos. Todas son malacófilas, haz verde y envés de color blanco, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de

dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de menos de 1 cm. de longitud y de menos de 5-10 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos leptófilas, con área entre 0.1-0.25 cm², de menos de 1 cm. de longitud y de 2-3 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 en braquiblastos y con caída parcial estacional de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos de 5-10 cm. de longitud y de 1-2 mm. de anchura y de menos de un año de duración. Raíz de tipo vertical, con algunas raicillas en horizontal, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración en verano. Estación principal de crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa por órganos subterráneos. Regeneración vegetativa tras el fuego por yemas no epicórmicas bajo el suelo. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (drupa).

Observación: según Blanca et al. (2011), se trata de una planta camefítica. Sin embargo, para este estudio se ha considerado que es amfífito (caméfito y geófito) ya que produce renuevos tanto por encima del suelo como bajo éste.

Genista hirsuta subsp. *lanuginosa*

Mata leñosa. Caméfito fruticoso pulviniforme, siempreverde, árido-activo, con caída de ramas acrópeta. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa sobre 50-100 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta holóxila. Corteza flecosa de menos de 2 mm. de espesor se desprende después del primer año. Tallos espinescientes. Hojas en braquiblastos. Todas son malacófilas, verdes y glaucas, insertadas principalmente en vertical, tomentosas en el envés y sin resinas. Hojas de braquiblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de menos de 1 cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses, y con caída total de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos de 1-2 cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura, y de 1-2 años de longevidad. Raíz de tipo vertical, con algunas raicillas, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración primaveral. Estación principal de crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta fijadora de nitrógeno. Fruto seco (legumbre).

Observación: en Blanca et al. (2011) se describe como caméfito sufruticoso / nanofanerófito, quizás se esté haciendo referencia a posibles diferencias entre las poblaciones de serpentinias y las de fuera de dicho sustrato.

Genista triacanthos

Mata leñosa. Caméfito fruticoso, árido-activo, con caída de hojas. Altura máxima entre 25-50 cm., diámetro de copa sobre 25-50 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta holóxila. Corteza fibrosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende después del 2-5 años. Tallos

espinescientes. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, verdes, insertadas principalmente en horizontal, ambas caras glabrescentes y sin resinas. Hojas de dolicoblastos con área menor de 0.1 cm^2 , de 1 cm. de longitud y de menos de 1 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos subleptófilas con área menor de 0.1 cm^2 , de 1 cm. de longitud y de menos de 1 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses tanto en dolicoblastos como en braquiblastos, con caída estacional parcial en verano. Tallos fotosintéticos de 5-10 cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura y de menos de un año de duración. Raíz de tipo vertical/horizontal, con algunas raicillas que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de 10-25 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración y crecimiento primaverales. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego ausente, aunque se produce regeneración de la planta por semillas (Ojeda et al., 1996). Planta fijadora de nitrógeno. Fruto seco (legumbre).

Glandora prostrata subsp. *lusitanica*

Mata leñosa. Caméfito sufruticoso, escandente, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 10-25 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa menor del 10 %. Planta holóxila. Corteza flecosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son semi-esclerófilas, verdes y glaucas, insertadas principalmente en vertical, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre $0.25\text{-}2.25 \text{ cm}^2$, de 1-2 cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos leptófilas con área entre $0.1\text{-}0.25 \text{ cm}^2$, de 1-2 cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 en braquiblastos, sin caída parcial estacional de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración primaveral. Crecimiento biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (núcula).

Halimium atriplicifolium subsp. *atriplicifolium*

Mata leñosa. Caméfito fruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 50-100 cm., diámetro de copa entre 50-100 cm. y densidad de copa sobre entre 75-90 %. Planta holóxila. Corteza flecosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, ambas caras glaucas, insertadas principalmente en vertical, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanomicrofilas con área entre $2.25\text{-}12.25 \text{ cm}^2$, de 2-5 cm. de longitud y 10-20 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área entre $0.25\text{-}2.25 \text{ cm}^2$, de 1-2 cm. de longitud y 5-10 mm. de anchura. La longevidad de las

hojas es de menos de 6 meses en el caso de dolicoblastos y de 6-14 meses para las hojas de braquiblastos y con caída parcial de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración en verano. Crecimiento biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego ausente, aunque se produce regeneración de la planta por semillas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Observación: en Blanca et al. (2011) se describe como un nanofanerófito. Para este estudio, se ha considerado un caméfito ya que la altura de la planta ronda los 80 cm.

Lavandula stoechas

Mata leñosa. Caméfito sufruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 50-100 cm., diámetro de copa sobre entre 50-100 cm. y densidad de copa entre 75-90 %. Planta holóxila. Corteza flecosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, glaucas, insertadas en todas las transiciones, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.5 cm², de 1-2 cm. de longitud y de 2-3 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos subleptófilas con área menor de 0.10 cm², menores de 1 cm. de longitud y menores de 1 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 meses en braquiblastos, con caída parcial estacional de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo horizontal-vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10 cm., extensión de entre 10-25 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración primaveral. Estación principal de crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego ausente, aunque se produce regeneración por semillas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (núcula).

Linum catharticum

Mata herbácea. Caméfito sufruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 10-25 cm., diámetro de copa menor de 10 cm. y densidad de copa entre 10-25 %. Planta hemíxila. Corteza lisa de menos de 2 mm. de espesor que no se desprende. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son semiesclerófilas, ambas caras verdes, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos leptófilas con área entre 0.1-0.25 cm², menor de 1 cm. de longitud y menos de 1 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos subleptófilas con área menor de 0.1 cm², de menos de 1 cm. de longitud y menos de 1 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 meses en braquiblastos, con

caída estacional parcial en verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración en verano. Crecimiento biestacional (primavera-verano). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula).

Sanguisorba verrucosa

Mata herbácea. Nanocaméfito sufruticoso, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto, con caída parcial estacional de hojas en el verano. Altura máxima entre 10-25 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa sobre 75-90 %. Planta hemíxila. Sin corteza. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos. Todas son malacófilas, ambas caras glaucas, insertadas principalmente en horizontal, tomentosas en el envés y sin resinas. Hojas de braquiblastos nanomicrofilas con área entre 2.25-12.25 cm², de 5-10 cm. de longitud y de 5-10 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de 6-14 meses, con caída estacional parcial de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración biestacional (primavera-verano). Estación principal de crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas aunque hay indicios de que su regeneración a partir de semillas podría verse favorecida por el fuego. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (aquenios).

Observación: según Blanca et al. (2011) se trata de un hemimicriptófito. Para este estudio, lo hemos considerado un caméfito ya que durante todo el año presenta parte viva y yemas de renovación por encima del suelo.

Staezelina baetica

Mata leñosa. Caméfito sufruticoso pulviniforme, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 10-25 cm., diámetro de copa sobre 25-50 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta holóxila. Corteza escamosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir de 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, verdes y blancas, insertadas principalmente en horizontal, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y de 3-5 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y de 1-2 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses en dolicoblastos y braquiblastos y sin caída estacional parcial de hojas en el verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos

subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración y crecimiento en verano. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa mediante yemas no epicórmicas subterráneas. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (aquenio).

Thymus baeticus

Mata leñosa. Caméfito sufruticoso, reptante, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima menor de 10 cm., diámetro de copa sobre 25-50 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta holóxila. Corteza flecosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende después de un año. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, ambas caras glaucas, insertadas en todas las transiciones, con ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos subleptófilas con área menor de 0.1 cm², menor de 1 cm. de longitud y menos de 1 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos subleptófilas con área menor de 0.1 cm², de menos de 1 cm. de longitud y menos de 1 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es menor a 6 meses en dolicoblastos y de 6-14 meses en braquiblastos, con caída estacional parcial en verano. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración en verano. Estación principal de crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Muerte de la planta tras el fuego. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (núcula).

Ulex baeticus subsp. *baeticus*

Arbusto espinescente. Nanofanerófito áfilo, siempreverde, árido-activo, con caída de ramas acrópeta. Altura máxima entre 50-100 cm., diámetro de copa sobre 50-100 cm. y densidad de copa entre 75-90 %. Planta holóxila. Corteza fibrosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende a partir del quinto año. Tallos espinescentes. Sin hojas. Tallos fotosintéticos (dolicoblastos) de 2-5 cm. de longitud y 2-3 mm. de anchura y que duran entre 1 y 2 años, con caída estacional (órganos asimiladores son ramas en vez de hojas). Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 50-100 cm., extensión de menos de 10 cm., con lignotúber y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración y crecimiento en primavera. Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa mediante yemas epicórmicas bajo el suelo. Planta con fijación de nitrógeno. Fruto seco (legumbre).

3.1.3. De los taxones estudiados fuera de las parcelas (PB y PA)

Genista hirsuta subsp. *lanuginosa* (población sobre gneis, no serpentinícola)

Mata leñosa. Caméfito fruticoso, siempreverde, árido-activo, con caída de ramas acrópeta. Altura máxima entre 50-100 cm., diámetro de copa sobre 50-100 cm. y densidad de copa mayor del 90 %. Planta holóxila. Corteza escamosa de menos de 2 mm. de espesor que se desprende después del primer año. Tallos espinescentes. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son

malacófilas, verdes y glaucas, insertadas principalmente en vertical, tomentosas en el envés y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de menos de 1 cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de menos de 1cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses y con caída estacional total en el verano. Tallos fotosintéticos de 5-10 cm. de longitud y 1-2 mm. de anchura, con duración de 1-2 años. Raíz de tipo hemisférica que puede alcanzar una profundidad de 50-100 cm., extensión de 25-50 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 5-25 años. Floración primaveral. Crecimiento biestacional (invierno-primavera). Multiplicación vegetativa ausente. Regeneración vegetativa tras el fuego mediante yemas no epicórmicas bajo el suelo. Planta autótrofa estricta fijadora de nitrógeno. Fruto seco (legumbre).

Euphorbia flavicoma subsp. *bermejense*

Mata herbácea. Amfífita: caméfito sufruticoso pulviniforme y geófito, siempreverde, árido-activo, con desprendimiento de ramas basípeto. Altura máxima entre 10-25 cm., diámetro de copa sobre 10-25 cm. y densidad de copa sobre 75-90 %. Tallos y ramas holóxilas. Corteza suberosa de menos de 2 mm. de espesor, que se desprende a los 2-5 años. Espinescencia ausente. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos. Todas son malacófilas, verdes y glaucas, insertadas principalmente en horizontal, ambas caras tomentosas y sin resinas. Hojas de dolicoblastos nanófilas con área entre 0.25-2.25 cm², de 1-2 cm. de longitud y de 2-3 mm. de anchura. Hojas de braquiblastos subleptófilas con área menor de 0.1 cm², de 1-2 cm. de longitud y de 1-2 mm. de anchura. La longevidad de las hojas es de menos de 6 meses, en dolicoblastos y de 6-14 en braquiblastos, con caída estacional parcial de hojas. Tallos fotosintéticos ausentes. Raíz de tipo vertical, que puede alcanzar una profundidad de 10-25 cm., extensión de menos de 10 cm., sin modificaciones y sin tallos subterráneos. La longevidad de la planta es de 2-5 años. Floración biestacional (primavera-verano). Crecimiento biestacional (invierno-primavera). Multiplicación vegetativa por órganos subterráneos. Sin datos sobre regeneración vegetativa tras el fuego, aunque probablemente se regenere mediante yemas no epicórmicas subterráneas, igual que *Euphorbia flavicoma* subsp. *flavicoma*. Planta autótrofa estricta. Fruto seco (cápsula tricoca).

3.1.4. Caracteres funcionales que definen a los serpentinófitos estudiados

En la tabla alojada en el Apéndice III, se resumen los principales caracteres ecomorfológicos de los serpentinófitos obligados, preferentes y subserpentinófitos según Pérez Latorre et al. (2013) estudiados en PB y en PA. Además, en dicha tabla se incluyeron las plantas magnesícolas siguiendo a Mota et al. (2008) y a Blanca et al. (2011).

Entre las plantas de la tabla, destacó la presencia del tipo biológico **camefítico**, **hemíxilo** u **holóxilo**, con ramas de los dos tipos (**braquiblastos y dolicoblastos**), que se desprenden de forma **basípeta**. Las alturas de las plantas fueron principalmente **menores de los 50 cm.**, con diámetros de copa entre 25-50 cm. y con densidades de doseles muy variables. La presencia de **corteza** fue habitual aunque las había de muy diversos tipos, pero su espesor fue muy reducido (no supera los 2 mm.) y además ésta comienza a desprenderse de las ramas a partir del primer año. La espinescencia y la presencia de resinas no fueron caracteres muy presentes aunque sí la **tomentosidad** de las hojas, y colores de hojas **glaucos** y **blancos**, en lugar de verdes. Prácticamente todas las hojas fueron **malacófilas** a excepción de las hojas de *Linum carratracense* que eran semi-esclerófilas. El tamaño de las hojas de dolicoblastos fue principalmente entre **0.25 y 2.25 cm²**, con una **longevidad de menos de 6 meses** y el de las hojas de braquiblastos iba desde **0.1** hasta **2.25 cm²** principalmente y con una **longevidad**, a veces, un poco mayor pudiendo llegar hasta los **14 meses**. La presencia de **una caída parcial estacional de hojas durante** la estación desfavorable (**verano**), estaba representada en la mayoría de las plantas, aunque se han de resaltar estrategias como la de *Stachelina baetica*, que no se desprende de las hojas durante dicha estación, aunque éstas se secan en el cuerpo de la planta permaneciendo en él hasta la próxima estación. El carácter **raíz** (fig. 2) adquirió su máxima expresión con las **raíces apicales axonomorfas**, también conocidas como “**tap root**”. La profundidad que alcanzan dichas raíces rondó los 25 cm. y no solían extenderse más de 10 cm. Algunas presentaron **lignotuber y/o rizoma**. La **longevidad** de las plantas en cuestión es entre los **2 y 5 años**. La presencia de estrategias de multiplicación vegetativa fue muy baja, aunque la **supervivencia frente al fuego** gracias al **rebrote de órganos subterráneos** fue muy alta en la mayoría de plantas estudiadas. El tipo de fruto detectado es **seco**.



Figura 2. Fotografías de algunas de las raíces de las especies estudiadas, serpentinófitas estrictas y otras sin afinidad por la serpentina. De izquierda a derecha: 1. *Bupleurum acutifolium*. 2. *Centaurea haenseleri*. 3. *Teucrium reverchonii*. 4. *Alyssum serpyllifolium* subsp. *malacitanum*. 5. *Stachys baetica*. 6. *Euphorbia flavicoma* subsp. *flavicoma*. 7. *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*. 8. *Arenaria montana* subsp. *intricata*. 9. *Digitalis obscura* subsp. *laciniata*. 10. *Erica scoparia* subsp. *scoparia*. 11. *Cistus salviifolius*. 12. *Lavandula stoechas*.

3.2. Resultados de los ACP's

3.2.1. De la Parcela Baja (PB)

El ACP indicó que los primeros dos ejes soportaban el 65.13 % de la varianza, y se necesitó un tercer eje para explicar casi el 80 % de la varianza. La dirección positiva del eje 1 iba hacia especies de elevada talla, elevada profundidad de la raíz y posiciones de las yemas de renovación a alturas de la planta elevadas. El eje 2 mostró en su dirección positiva especies con hojas en los dolíoblastos de un elevado tamaño y presencia también de hojas en ramas de bráquiblastos, además de especies con presencia de tomento. Los factores de carga de las diferentes especies para los 2 principales componentes han sido representados en un diagrama de dispersión biespacial (fig. 3):

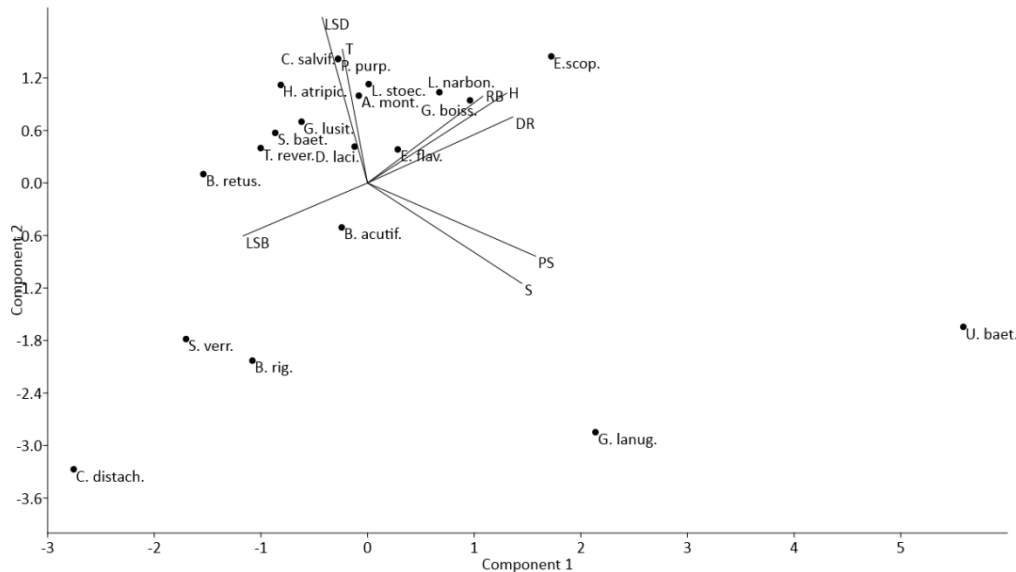


Figura 3. Diagrama biespacial de PB. Taxones (●) y caracteres funcionales.

La componente 1 se corresponde con las variables RB, PS, DR, S y H. La componente 2 con las variables T y LSD.

3.2.2. De la Parcela Alta (PA)

El ACP indicó que los primeros dos ejes soportaban el 72.82 % de la varianza. Con un tercer eje se explicaba el 84 % de la varianza total. La dirección positiva del eje 1 iba

hacia especies de elevada talla, elevada profundidad de la raíz y posiciones de las yemas de renovación a alturas de la planta elevadas. El eje 2 mostró en su dirección positiva especies con hojas en los dolicoblastos de un elevado tamaño. Los factores de carga de las diferentes especies para los 2 principales componentes han sido representados en un diagrama de dispersión biespacial (fig. 4):

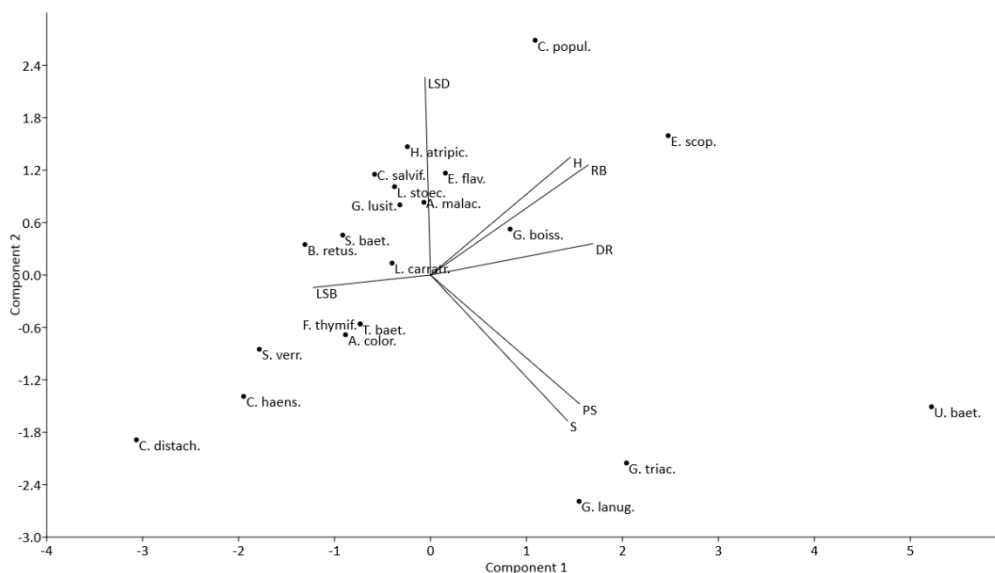


Figura 4. Diagrama biespacial de PA. Taxones (●) y caracteres funcionales.

La componente 1 se corresponde con las variables RB, PS, DR, S y H. La componente 2 con la variable LSD.

Los diagramas biespaciales de ambas parcelas indicaron que las variables que mejor explicaban este ecosistema eran LSD, LSB, H, RB, DR, PS y S.

3.3. Resultados del análisis de clúster: Grupos funcionales

3.3.1. Grupos funcionales de la Parcela Baja (PB)

El análisis de clúster realizado mostró que las plantas de la PB podrían agruparse en **8 grupos funcionales** (FG) (Apéndice IV, A.1. y A.2.) de plantas bien diferenciadas (coeficiente de correlación 0.73).

En el primer paso del análisis, los táxones fueron clasificados en dos grupos generales en función de la posición de las yemas de renovación: uno de fanerófitos y otro que agrupaba al resto de tipos biológicos (caméfitos principalmente). Por tanto, la altura de la planta, y por consiguiente, la posición de las yemas de renuevo (RB), son caracteres muy importantes en el ecosistema estudiado.

Los siguientes grupos están basados en otra serie de caracteres que se irán desglosados a continuación:

FG 1: se trata de la única especie fanerófito, por tanto de gran talla y copa, presente en la parcela de estudio. Además, sólo tiene ramas del tipo dolicoblasto.

FG 2: este grupo lo conforman las plantas pertenecientes al grupo de las leguminosas, cuyos caracteres funcionales determinantes son la presencia de espinas y tallo fotosintético. A su vez, se podría separar a ambos taxones haciendo una subdivisión en base a que *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* posee hojas y su tipo biológico es diferente al de *Ulex baeticus* subsp. *baeticus*.

FG 3, FG 4 y FG 5 son grupos de plantas camefíticas y geófitas de tipo herbáceo, pero que han sido separadas por el tipo de rama que presentan o el tipo biológico.

FG 3: está formado por caméfitos o criptófitos (como el caso de *Carex distachya*) hemíxilos, que sólo presentan ramas del tipo braquiblasto.

FG 4: a pesar de estar conformado por caméfitos herbáceos, éstos tienen hojas tanto en dolicoblastos como en braquiblastos y la diferencia principal es que se trata de plantas amfifitas, es decir, plantas con dos tipos biológicos presentes en la misma planta: caméfitos y geófitos (amfifitos).

FG 5: está conformado por caméfitos herbáceos de reducida densidad de copa.

FG 6, FG 7 y FG 8 resultaron ser grupos formados por los verdaderos caméfitos o matas leñosas de la parcela de estudio. La altura de la planta principalmente, el tamaño

de las hojas y la tomentosidad fueron los caracteres que dieron lugar a la conformación de estos tres grupos.

FG 6: configurado por caméfitos de menor talla (altura de la planta menor), todos tomentosos y con un tamaño de hoja de dolicoblasto y de braquiblasto menor que las plantas incluidas en FG 7. Dentro de este grupo, a su vez se podrían hacer pequeños subgrupos con el objeto de separar a *Brachypodium retusum subsp. retusum* de este grupo puesto que se trata de un caméfito graminoide herbáceo lo que le hace diferir del resto a pesar de su gran cobertura (densidad de copa). Y también se podría separar a *Lavandula stoechas* atendiendo a su altura de la planta, puesto que ésta es mayor al resto de caméfitos de este grupo; sin embargo, el tamaño de sus hojas no llega a ser lo suficientemente elevado como para estar con las especies de FG 7 y FG 8.

FG 7: establecido por los caméfitos de mayor talla (altura de la planta entre 50-100 cm.) y por tanto mayor diámetro de copa y mayor tamaño de las hojas, tanto de braquiblastos como de dolicoblastos. Todos tomentosos.

FG 8: La no presencia de tomento dio lugar a este último grupo funcional junto con la menor densidad de copa.

3.3.2. Grupos funcionales de la Parcela Alta (PA)

El análisis de clúster realizado mostró que las plantas de la PA podrían agruparse en **7 grupos funcionales** (FG) (Apéndice IV, B.1. y B.2.) bien diferenciados (coeficiente de correlación 0.70).

El tipo biológico fue una variable con mucho peso a la hora de dividir a los grupos funcionales, ya que el primer paso del dendrograma diferenció a las plantas fanerófitas del resto de plantas con otros tipos biológicos (caméfitos, amfífitos y criptófitos).

Los siguientes grupos funcionales están basados en el resto de caracteres, que serán desglosados a continuación:

FG 1: lo conformó la única planta fanerófita, de gran copa y dosel, pero que no tiene hojas. En lugar de hojas, posee espinas y tallos fotosintéticos, caracteres de un gran peso a la hora de explicar la variabilidad de este ecosistema.

FG 2: lo conformaban el resto de las plantas fanerófitas, también de elevado tamaño pero con la presencia de hojas en el cuerpo de la planta.

Los siguientes grupos funcionales están conformados por grupos con táxones camefíticos, que a su vez presentan algunas características que los separa en otros grupos.

FG 3: está conformado por los caméfitos que, a pesar de ser espinosos, presentan hojas (de reducido tamaño) y tallos fotosintéticos.

FG 4: está configurado por los caméfitos o criptófitos herbáceos de reducido tamaño, reducido diámetro de copa y baja densidad de dosel, que sólo presentan hojas en ramas del tipo braquiblasto.

FG 5: a él pertenecen los criptófitos, caméfitos o amfífitos de reducido tamaño, y de reducidos diámetros de copas y densidad de dosel. El tamaño de sus hojas es pequeño. Presentan hojas en los dos tipos de ramas posibles: dolicoblastos y braquiblastos.

FG 6: está conformado por especies camefíticas de un tamaño mayor que las anteriores y mayor densidad de dosel. Las hojas siguen siendo de tamaños reducidos.

FG 7: lo componen los caméfitos de mayor tamaño, mayor diámetro de copa y densidad de dosel y de hojas más grandes que los anteriores. Además, todas son tomentosas.

3.4. Índice SRi

El índice SRi obtenido para PB fue **0.4** (8/20) y para PA resultó **0.33** (7/21).

4. Discusión

4.1. Sobre las observaciones en las descripciones ecomorfológicas

La mayoría de las observaciones indicadas en las especies estudiadas son relacionadas con el tipo biológico a partir de los resultados obtenidos por este estudio. Por ejemplo, se ha visto que determinadas plantas tienen más de un tipo biológico como *Euphorbia flavicoma* subsp. *flavicoma* y *Galium boissieranum*. Para algunas otras plantas estudiadas, las descripciones dadas por Blanca et al. (2011) indican que se trata de fanerófitos y a raíz de los resultados arrojados por este estudio, hemos observado que en este ecosistema, las plantas se comportan como camefíticas, puesto que se desprenden de ramas de forma basípeta. Éstas son: *Halimium atripicifolium* subsp. *atripicifolium*, *Phlomis purpurea*, *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*.

Otro fenómeno apuntado ya por otros autores como Pérez Latorre et al. (2007), es mantener las hojas secas y muertas en el cuerpo de la planta durante la estación desfavorable en lugar de desprenderse de ellas. Las plantas que utilizan esta estrategia son *Carex distachya*, *Brachypodium retusum* subsp. *retusum*, *Stachelina baetica* y *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*. Probablemente estas hojas les otorgue algún tipo de protección (Montserrat-Martí et al., 2004).

De forma más específica, podríamos resaltar un posible fenómeno de serpentinomorfosis sufrido en la especie *Linum narbonense*, ya que se detectan diferencias con respecto a su descripción original en Muñoz Garmendia et al. (2015). En nuestro ecosistema de estudio, la planta presenta hojas con ambas caras tomentosas (con papilas), carácter que puede ser ventajoso ante las condiciones de aridez del ecosistema y el tamaño de las flores es menor, lo que podría estar relacionado con los polinizadores.

4.2. Caracteres funcionales de los serpentinófitos y plantas Mediterráneas del ecosistema estudiado

La **altura de la planta** es un carácter que tiene que ver con su competitividad (Westoby, 1998; Westoby et al., 2002), pero a la vez depende mucho de las condiciones de estrés ambiental a las que las plantas están sometidas (Cornelissen et al., 2003). Por tanto, el tamaño tan reducido de las plantas del ecosistema estudiado (menor a 50 cm.) podría ser explicado por el estrés ambiental producido por las características del suelo serpentinico.

Muy relacionado con la altura de la planta está el **tipo biológico**, que refleja la adaptación de las plantas a vivir en situaciones desfavorables (Raunkiaer, 1904, 1934; Kent & Coker, 1992) siendo los caméfitos, hemicriptófitos y criptófitos los más adaptados a los ambientes más secos y fríos (Yang et al., 2015). Por tanto, los resultados de nuestro estudio concuerdan con esta idea ya que predominan los **caméfitos**. Además, se trata de caméfitos la mayoría con dimorfismo estacional, resultados congruentes con los obtenidos por Escudero et al. (2015) para plantas que viven en suelos de yesos, lo que indica que se trata de una adaptación generalizada al xerofitismo del suelo.

Además del tipo biológico, la presencia de plantas **hemíxilas** en este ecosistema, implica una reducción de la dimensión de éstos caméfitos leñosos mediterráneos y su

mayor proporción de tejido fotosintético vs. leñoso, en comparación con las especies de mayor talla (Mooney, 1981). Esto podría explicar el hecho de que el dimorfismo estacional sólo se encuentre en este grupo de especies (Palacio, 2006).

Con respecto al carácter tipo de hoja, se conoce que la esclerofilia (hojas gruesas) es una estrategia que parece estar generalizada en el ecosistema Mediterráneo, como parte de la respuesta ante la sequía (Mooney & Dunn, 1970; Parsons, 1976). Sin embargo, nuestros resultados mostraron la presencia de malacofilia coincidiendo con los que obtuvieron Pérez Latorre & Cabezudo (2002), Pérez Latorre et al. (2007), Navarro et al. (2010) y Rodríguez-Gallego et al. (2015): **malacofilia** generalizada en el sentido de delgadas, suaves y con alta tasa fotosintética (Box, 1996; Orshan, 1989b) en formas de crecimiento del tipo mata. Rodríguez-Gallego et al. (2015) también apuntan que la malacofilia está asociada con la presencia de hojas **semidecíduas** o deciduas de verano (de poca duración) en el Mediterráneo, comportamiento que se repite en la mayoría de las plantas de este ecosistema serpentínico Mediterráneo, a pesar de que se trata de hojas con grandes pérdidas de agua (Box, 1987). Probablemente también sea debido a la idea apuntada por Montenegro (1986), que indica que los **costos energéticos de construir hojas después del verano** son menores que mantener las hojas en la planta durante el período desfavorable. El **tamaño de la hoja** también va en esta misma línea de respuesta a la sequía estival del Mediterráneo, favoreciéndose las hojas de menor tamaño (Mooney & Dunn, 1970; Quezada, 1981; Reich et al., 1999, Wright & Westoby, 2003). Los resultados de este estudio coinciden con otros estudios de vegetación del Mediterráneo, donde las hojas predominantes son las nanófilas (tamaño entre 0.25 y 2.25 cm²; Pérez Latorre et al., 2007; Navarro et al., 2010; Rodríguez-Gallego et al., 2015). Y también están en consonancia con otros estudios en ecosistemas serpentínicos donde las plantas que viven sobre serpentinas presentan un **tamaño menor de hoja** (Fernandez-Goñi et al., 2003; Adamidis et al., 2014). La evada presencia de **tomentosidad** en las hojas, que también ha sido bastante frecuente en otros ecosistemas Mediterráneos estudiados hasta el momento (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; Pérez Latorre et al., 2007; Navarro et al., 2010), no concuerda con el síndrome de glabrescencia debido a la serpentinomorfosis (Pichi-Sermolli, 1948; Kruckerberg, 1984; Mota et al., 1993), lo que podría estar indicando que prevalece la Mediterraneidad frente a la serpentinomorfosis. Esto podría deberse a que la tomentosidad sea un carácter filogenético, y las plantas pueden responder al efecto de la serpentina, tanto con la

glabrescencia como con el aumento de la tomentosidad. Así, las hojas de estos ecosistemas son malacófilas, generalmente tomentosas, de reducido tamaño y semidecíduas de verano, lo que les permite mantener su temperatura y hacer un uso eficiente del agua bajo la combinación de alta radiación solar y poca disponibilidad de agua (Parkhurst & Loucks, 1972; Givnish & Vermeij, 1976; Nobel, 1999).

La **poca presencia** de táxones con capacidad de **reproducirse vegetativamente**, indica que las plantas de este ecosistema parecen tener poca capacidad de respuesta ante perturbaciones ambientales (Klimesová et al., 2008). Para el caso concreto del fuego, caracteres como, la presencia de corteza (Starker, 1934; Orshan, 1986), o de yemas protegidas en órganos, confieren resistencia al mismo. En este caso, la presencia de yemas protegidas alojadas en la parte subterránea de la planta, con el elevado coste energético que ello conlleva (Pate et al., 1990), les otorga la capacidad de rebrotar vegetativamente, confiriéndoles la resistencia de **sobrevivir ante el fuego**. La **baja longevidad** de las plantas estudiadas, podría estar indicando que este ecosistema fue quemado hace algo menos de 10 años.

En cuanto al sistema radical, nuestros resultados fueron en consonancia con los resultados obtenidos para otros ecosistemas serpentínicos (Harrison & Rajakaruna, 2011). La explicación podría ser que la acumulación de metales a nivel de raíz y la existencia de suelos poco profundos inhiben el crecimiento y la penetración de la raíz en el suelo **favoreciendo raíces apicales gruesas (“tap root”) con mayor profundidad que extensión horizontal**. Esto mismo fue detectado en los yesos (Mota et al., 2011). El reducido tamaño del matorral por otro lado, también ha de implicar que las raíces sean pequeñas. Esto debe de ser compensado con la presencia del dimorfismo estacional y yemas desprotegidas que les permite un crecimiento oportunista cuando las condiciones ambientales son favorables (Palacio, 2006). Otros estudios (Castro Díez et al., 2005) en los que se ha medido el carácter profundidad de la raíz, indican por ejemplo que la raíz de *Halimium atripicifolium* subsp. *atripicifolium* para el ecosistema serpentínico alcanza una profundidad mucho menor (entre 10-25 cm. en serpentin y 88 cm. en yesos).

Por último, un carácter funcional muy estudiado por la importancia en la supervivencia/colonización de la especie es el modo de dispersión (Díaz et al., 2015), que está muy relacionado con el tipo de fruto y el tipo de diáspora. Para este estudio, sólo se ha observado el tipo de fruto, resultando que en todas las especies serpentínicas

el fruto es **seco**. El fruto seco consume menos agua y menos nutrientes en su formación que el fruto carnososo, por lo que este carácter estaría una vez más indicando una adaptación a la xericidad del medio.

4.3. Sobre los ACP's

Algunas de las variables de partida (tabla 1), fueron eliminadas llevando a cabo varios análisis de componentes principales, puesto que no tenían peso a la hora de explicar la variabilidad de este ecosistema. Esto ocurrió especialmente con variables semicuantitativas como la tomentosidad y el tipo de rama, o con cuantitativas como la densidad de dosel o el diámetro de la copa, que fueron sustituidas por la altura de la planta por tener el mismo peso explicativo (Díaz et al., 2015) y por tener un significado adaptativo muy relacionado específicamente con el ecosistema (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). El análisis indicó que la **altura de la planta está correlacionada** con otros caracteres como la **posición de las yemas de renovación** y la **profundidad de la raíz**. La tomentosidad, que podría ser considerada como una variable semicuantitativa, aunque aporta mucha información en el ecosistema Mediterráneo, tuvo que ser eliminada para el análisis de PA, donde apenas explicaba parte de la varianza.

Los porcentajes de varianza explicados por el análisis realizado, indican que la diversidad del ecosistema es alta, puesto que dos ejes soportaron como mucho el 73 % de la varianza. La varianza explicada por otros estudios como por ejemplo el de Boulangeat et al. (2012), Navarro et al. (2010) y Rodríguez-Gallego et al. (2015), fue muy similar.

4.4. Sobre los Grupos Funcionales (FG's)

La gran cantidad de FG's obtenidos en este trabajo de tesis doctoral concuerdan con la idea ya acuñada por otros autores de que las comunidades sobre serpentinas pueden tener mayores niveles de diversidad en caracteres funcionales que otros, puesto que esta diversidad puede ser la que les esté confiriendo la resistencia a la agresividad del ambiente (Schulze & Mooney, 1993; Tilman & Downing, 1994; McCann, 2000; Pérez Latorre et al., 2007). Por ejemplo, en otros ecosistemas serpentínicos, Grace et al. (2007) obtuvieron bastantes grupos funcionales (11 PFG's) estudiando 67 especies. En

otros ecosistemas Mediterráneos del sur de la península, hay estudios que han obtenido un número de grupos similar o menor a los nuestros: García-Mora et al. (1998) obtuvieron 3 PFG's partiendo de 55 especies en ecosistemas dunares del Sur de la península, Díaz Barradas et al. (1999), que estudiaron ecosistemas dunares de Doñana con 20 especies de partida, obtuvieron 6 PFG's, Pérez Latorre et al. (2007), en ecosistemas de brezales del Sur Peninsular, obtuvieron 11 PFG's para 18 especies de partida ($SRi = 0.61$) y en los bosques lauroides de *Rhododendron* (Pérez Latorre & Cabezudo, 2006) obtuvieron sólo 7 PFG's para 16 especies ($SRi = 0.44$). En otros ecosistemas del mundo, el estudio de grupos funcionales también ha sido importante y hay muchos trabajos que parten de un gran número de especies como por ejemplo Boulangeat et al. (2012), que estudia 290 especies en los Alpes (Francia) y obtiene 8 PFG's de fanerófitos, 6 de caméfitos y 10 de plantas herbáceas, que a su vez subdividen en función de otros caracteres, o Díaz & Cabido (1997), quienes analizan un ecosistema de Argentina y obtienen 8 PFG's con 100 especies de partida.

Nuestros resultados comparados con los anteriormente comentados, obtienen los mismos o más grupos funcionales en la mayoría de los casos con un menor número de especies estudiadas. Además, prácticamente todas las especies estudiadas para este trabajo son árido-activas (Evenari et al., 1975), lo que implica que las adaptaciones que las plantas han presentado, son adaptaciones funcionales que les permiten sobrevivir activamente a la sequía del mediterráneo y del propio ecosistema. Por tanto, los **ecosistemas serpentínicos** son un gran **reservorio de diversidad florística y funcional**, debido a que su flora alberga especies endémicas con **adaptaciones morfológicas** y probablemente **fisiológicas** (Brady et al., 2005) que sería interesante estudiar, a las extremas condiciones de las serpentinas (Fernández-Goñi et al., 2003).

Los resultados obtenidos del análisis de clúster ponen en evidencia la importancia del **tipo biológico**, ya que en un primer paso se separan las especies cuyas yemas están situadas a grandes alturas (fanerófitos), de las de tipos biológicos con las yemas ubicadas a alturas menores (caméfito, criptófitos o hemcriptófitos). No sólo el carácter tipo biológico, sino también la **altura de la planta** fue importante (como en Díaz et al. (2015)), ya que en el grupo de especies de estudio hay muchas táxones camefíticos pero que difieren principalmente en tamaño y en consistencia del tallo, coincidiendo estos grupos con los obtenidos en otros trabajos como el de Dansereau

(1951), Díaz et al. (2015) y García-Mora et al. (1999). El **tamaño de la hoja** junto con la presencia de hojas en **dolicoblastos** y/o **braquiblastos**, también tuvieron bastante influencia a la hora de separar a las especies y dio lugar a la obtención de grupos dentro de los caméfitos.

Los grupos obtenidos son muy congruentes con los obtenidos por Díaz-Barradas et al. (1999) para dunas del Mediterráneo y para los brezales de Pérez Latorre et al. (2007), debido a que todos los estudios están hechos en el mismo tipo de bioclima (Mediterráneo). A grandes rasgos, todos estos ecosistemas están formados por grupos de arbustos, matas pioneras (en diferente grado de hemixilia) y algunas leguminosas con espinas. En el grupo de fanerófitos, apenas encontramos diferencias con nuestros resultados, pues se trataba de grupos de arbustos con muchas hojas, pero éstas de pequeño tamaño, y es ahí donde se incluía a *Erica scoparia* subsp. *scoparia*, como hemos hecho en nuestro trabajo. Díaz-Barradas et al. (1999) sí encontraron arbustos con frutos carnosos, y tanto para nuestro ecosistema serpentínico, como para los brezales (Pérez Latorre et al., 2007), los frutos de las plantas estudiadas eran todos secos. Pérez Latorre et al. (2007) y Díaz-Barradas et al. (1999) separaron un grupo en función a la presencia de espinas, el cual tiene bastante similitud con el nuestro, ya que incluye a táxones del mismo género como *Ulex* y *Genista*. Con respecto a los grupos constituidos por matas pioneras, a pesar de que a grandes rasgos se trata de plantas camefíticas de bajo dosel, hojas tomentosas y frutos secos, en nuestro estudio igual que en el de Pérez Latorre et al. (2007) y en el de Pérez Latorre & Cabezudo (2002), se detecta mayor diversidad de grupos funcionales dentro de este grupo. Probablemente, en nuestro caso esta alta diversidad funcional esté explicada por la presencia de endemismos serpentínicos en estos grupos. De hecho, los caméfitos han sido los tipos biológicos más abundantes en nuestro estudio (más del 70 % lo eran) al igual que para otros ecosistemas Mediterráneos como el estudiado por Navarro et al. (2010) en el Atlas de Marruecos con un 47.6 %, o los estudiados por Pérez Latorre & Cabezudo (2002) y Pérez Latorre et al. (2007) con un 50 %. Otra diferencia bastante significativa a resaltar es la presencia de la capacidad de rebrote vegetativo entre muchos de nuestros caméfitos (aunque este carácter no fue usado para el análisis de clúster por su carácter de variable cualitativa). Díaz-Barradas et al. (1999) sólo encontraron la facilidad de germinación de semillas después de un fuego y Pérez Latorre et al. (2007) encontraron rebrote solo en la mitad de las plantas estudiadas. Esto indica la **alta capacidad de**

supervivencia ante perturbaciones de los serpentínófitos estudiados. Al no haber usado muchos de estos caracteres por tratarse de variables cualitativas, hay muchas especies que podrían haberse separado del grupo en el que han sido clasificadas como sugirieron García-Mora et al. (1999).

Los caracteres posición de las yemas de renovación, altura de la planta y en ocasiones su dosel o cobertura, junto caracteres referentes a la hoja como el tamaño de éstas, la presencia en ambos tipos de ramas y la tomentosidad, han sido caracteres muy determinantes para definir los grupos funcionales en el ecosistema estudiado y por tanto, las especies con los caracteres funcionales más dominantes serían las más óptimas para estos ecosistemas aunque con algunas diferencias debidas a la escala local (Mooney, 1974). Y puesto que, estudios sobre ecosistemas de características ecológicas similares, pueden ser extrapolados al mismo ecosistema en cualquier parte del planeta, de la misma región climática (Grime et al., 1988; Duckworth et al., 2000), nuestros resultados podrán ser usados para cualquier ecosistema serpentínico del mundo de tipo matorral, aunque siempre teniendo en cuenta que pueden darse variaciones debidas a la escala espacial (Díaz & Cabido, 2001).

5. Agradecimientos

Agradezco a Antonio Flores la enorme ayuda aportada en materia de estadística.

6. Bibliografía

- Adamidis, G. C., Kazakou, E., Fyllas, N. M. & Dimitrakopoulos, P. G. 2014. Species adaptive strategies and leaf economic relationships across serpentine and non-Serpentine Habitats on Lesbos, Eastern Mediterranean. PLoS ONE 9 (5): e96034.
- Antonovics, J., Bradshaw, A. D. & Turner, R. G. 1971. Heavy metal tolerance in plants. Adv. Ecol. Res. 7: 1-85.
- Aronne, G. & de Micco, V. 2001. Seasonal Dimorphism in the Mediterranean *Cistus incanus* L. subsp. *incanus*. Ann. Bot. 87: 789-794.
- Baker, A. J. M., Proctor, J. & Reeves, R. D. (eds). 1992. The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils. Proceedings of the First International Conference on Serpentine Ecology. University of California. Davis, 19-22. June 1991. Intercept, Hampshire, UK. 509 pp.

- Baker, A. J. M. 1987. Metal tolerance. *New Phytol.* 06 (1): 93-111.
- Baraloto, C., Paine, C. E. T., Patino, S., Bonal, D., Herault, B. & Chave, J. 2010. Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Funct. Ecol.* 24: 208-216.
- Blanca, G., Cabezudo, B., Cueto, M., Morales Torres C. & Salazar C. (eds.). 2011. *Flora Vascular de Andalucía Oriental* (2ª edición corregida y aumentada). Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla. 1754 pp.
- Boulangeat, I., Philippe, P., Abdulhak, S., Douzet, R., Garraud, L., Lavergne, S., Lavorel, S., J. V. E., Vittoz, P., Thuiller, W. 2012. Improving plant functional groups for dynamic models of biodiversity: at the crossroads between functional and community ecology. *Glob. Change Biol.* 18: 3464-3475.
- Box, E. O. 1987. Plant life forms and Mediterranean environments. *Ann. Bot.* 45: 7-42.
- Box, E. O. 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *J. Veg. Sci.* 7: 309-320.
- Brad, K. U., Kruckeberg, A. R. & Bradshaw, H. D. Jr. 2005. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 243-266.
- Brooks, R. 1987. *Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach.* Dioscorides Press. Portland. 268 pp.
- Caritat, A., Pérez Latorre, A. V. & Romo, A. 1997. The distribution of ecomorphological types as related to altitude in the Montseny mountain range (NE Spain). A preliminary study. *Scientia Gerundensis* 23: 63-71.
- Castro-Díez, P. & Montserrat Martí, G. 1998. Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanaerophytes from *Quercus ilex* communities of NE Spain. *Plant Ecol.* 139: 103-112.
- Castro-Díez, P., Milla, R. & Sanz, V. 2005. Phenological comparison between two co-occurring Mediterranean woody species differing in growth form. *Flora* 200: 88-95.
- Castroviejo, S. (coord.). 1986-2016. *Flora Iberica.* Real Jardín Botánico. CSIC. Madrid.
- Chapin, F. S., Reynolds, H. L., D'Antonio, C. M. & Eckhart, V. M. 1997. The functional role of species in terrestrial ecosystems, In: Walker, B. & Steffan, W. (eds.). *Global change and terrestrial ecosystems.* Cambridge University Press. Cambridge. 403-427.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G. & Zanne, A. E. 2009. Towards a world wide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12: 351-366.

- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51:335-380.
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., et al. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. Lett.* 11: 1065-1071.
- Danin, A. & Orshan, G. 1990. The distribution of Raunkiaer life forms in Israel in relation to the environment. *J. Veg. Sci.* 1: 41-48.
- Dansereau, P. 1951. Description and recording of vegetation upon a structural basis. *Ecology* 32: 172-229.
- De Frutos, Á., Navarro, T., Pueyo, Y. & Alados, C. L. 2015. Inferring resilience to fragmentation-induced change in plant communities in a semi-arid mediterranean ecosystem. *PLoS ONE* 10 (3): e0118837.
- Díaz Barradas, M.C., Zunzunegui, M., Tirado, R., Ain-Lhout, F. & García Novo, F. 1999. Plant functional types and ecosystem function in Mediterranean shrubland. *J. Veg. Sci.* 10: 709-716.
- Díaz S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (11): 646-655.
- Díaz, S et al. 2015. The global spectrum of plant form and function. *Nature*: 529: 167-171.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K. et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *J. Veg. Sci.* 15: 295-304.
- Díaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *J. Veg. Sci.* 8: 463-474.
- Du Rietz. 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeogr. Suec.* 3:1-95.
- Duckworth, J. C., Kent, M. & Ramsay, P. M. 2000. Plant functional types: an alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Prog. Phys. Geogr.* 24 (4): 515-542.
- Escudero A., Palacio, S., T. Maestre, F. & Luzuriaga, A. L. 2015. Plant life on gypsum: a review of its multiple facets *Biol. Rev.* 90: 1-18.
- Evenari, M. E., Schulze, D., Kappen, L., Buschbom, U. & Lange, O. L. (1975): Adaptive mechanisms in desert plants. In: Vernberg, E. J. (Ed.): *Physiological adaptation to the environment*. American Institute of Biological Sciences. New York. 111-129 pp.

- Fekete, G. & Lacza, J. S. Z. 1970-1972. A survey of plant life-form systems and the respective research approaches. II. *Annals Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, Pars Botanica* 62: 115-127; part III (1971) 63: 37-50; part IV (1972) 64:53-62.
- Fernandez-Going, B. M., Anacker, B. L., Harrison, S. P. 2003. Temporal variability in California grasslands: soil type and species functional traits mediate response to precipitation. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 93 (9): 2104-14.
- Floret, C. 1990. Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient: tools for studying vegetation? *J. Veg. Sci.* 1: 71-80.
- Floret, C., Galan, M. J., Le Floc'h, E., Orshan, G. & Romane, F. 1987. Growth form as a tool in characterising vegetation of small areas. A trial in a Mediterranean environment. *Vegetatio* 71: 3-11.
- Fonseca, C. R., Overton, J. Mc. C., Collins, B. & Westoby M. 2000. Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients. *J. Appl. Ecol.* 88: 964-977.
- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R. et al. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* 90: 598-611.
- García-Mora, M. R., Gallego-Fernández, J. B. & García-Novo, F. 1999. Plant functional types in coastal foredunes in relation to environmental stress and disturbance. *J. Veg. Sci.* 10: 27-34.
- Gimingham, C. H. 1951. The use of life-form and growth form in the analysis of community structure, as illustrated by a comparison of two dune communities. *J. Ecol.* 39: 396-406.
- Givinish, T. J. & G. J. Vermeij. 1976. Sizes and shapes of lianes leaves. *American Naturalist* 100: 743-778.
- Grace, J. B., Safford H. D. & Harrison, S. 2007. Large-scale causes of variation in the serpentine vegetation of California. *Plant Soil* 293: 121-132.
- Grime, J. P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. 1988. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. Unwin Hyman. London. 752 pp.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G., Hunt, R., Thompson, K., Hendry, G. A. F., Campbell, B.D., Jalili, A., Hillier, S. H., Díaz, S. & Burke, M. J. W. 1996. Functional types: Testing the concept in Northern England. In: Smith, T. M., Shugart, H. H. & Woodward, F. I. (eds.). *Plant functional types*. Cambridge University Press. Cambridge. pp: 123- 131.

- Grisebach, A. 1872. Die vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung: Ein Abriss der vergleichende Geographie der Pflanzen. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- Guardia, R., Casas, C. & Ninot, J. M. 1998. Phenological patterns in Mediterranean pastures and scrubs of Catalonia. *Acta Bot. Barc.* 45: 557-576.
- Hall J. L. 2002. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *J. Exp. Bot.* 53 (366): 1-11.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4, 1-9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Hammer Ø. 1999-2012. Reference manual. Natural History Museum. University of Oslo. PAST PAleontological Statistics Version 2.17. 229 pp.
- Harrison, S. & Rajakaruna, N. 2011. *Serpentine: The Evolution and Ecology of a Model System*. 464 pp.
- Heath, O. V. S. 1954. The part played by stomata in resistance to drough. *Reports and communications VIII intem. Congo Bot. Paris Sects. II* (12): 241-243.
- Hodgson, J., Montserrat-Martí, G., García-Ruiz, A. F., Guerrero, J. & Colasanti, R. 1994. A comparison of the functional characteristics of plants from sedimenting and eroded areas with particular reference to the gypsum hills of the Ebro Depression. In *Geomorfología en España: Arnáez, J., García-Ruiz, J. M. & Gómez-Villar, A. (Eds.). Sociedad Española de Geomorfología, Logroño*. pp 239-251.
- Humboldt, A. von. 1806. *Deen zu einer Physiognomik der Gewächse*. Stuttgart: Cotta. 28 pp.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bonisch, G., et al. 2011. TRY- a global database of plant traits. *Glob. Change Biol.* 17: 2905-2935.
- Kazakou, P. G., Dimitrakopoulos, B., Reeves, R. D. & Troumbis, A. Y. 2008. Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: from species to ecosystem level. *E. Biol. Rev.*: 495-508.
- Kearney, T. H. & Shantz, H. L. 1912. The water economy of dry-land crops. In *Yearbook of the United States Department of Agriculture*. Washintgton. DC: USDA. pp 351-362.
- Klimešová, J., Vít Latzel, I., de Bello, F. & van Groenendae, J. M. 2008. Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing: towards a use of more specific traits. *Preslia* 80: 245-253.

- Kent, M. & Coker, P.D. 1992. Vegetation description and analysis. Chichester: Wiley. 428 pp.
- Keshet, M. A., Danin, A. & Orshan, G. 1990. Distribution of ecomorphological types along environmental gradients in Israel: 1. Renewal bud location and leaf attributes. Ecol. Mediterranea 16: 151-161.
- Kleyer, M. et al. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life history traits of the Northwest European flora. J. of Ecol. 1266-1274.
- Krause, W. 1958. Andere Bodenspezialisten. Handb.Pflanzenphysiol. 4: 755-806.
- Kruckeberg, A. R. 1984. California serpentines: Flora, vegetation, geology, soils, and management problems. University of California Press. Berkeley. California, USA. 426 pp.
- Kruckeberg, A. 2002. Geology and plant life. University Press. Washington.
- Küchler, A. W. 1967. Vegetation mapping. Ronald Press. New York. 472 pp.
- Larcher W. 1981. Low temperature effects on mediterranean sclerophylls: An unconventional viewpoint. In: Components of productivity of mediterranean regions. Basic and applied aspects. Margaris, N. & Mooney, H. A. (Eds.). pp. 259-266.
- Lacza, J. S. Z. & Fekete, G. 1969. A survey of plant life-form systems and the respective research approaches. I. Annals Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, Pars Botanica 61: 129-139.
- Loreau, M. 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 95: 5632-5636.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical developments. Oikos 91: 3-17.
- Macnair, M. R. 1983. The genetic control of copper tolerance in the yellow monkey flower *Mimulus guttatus*. Heredity 50:283-93
- McCann K. S. 2000. The diversitystability debate. Nature 405: 228-233.
- Milla, R. 2004. Fenología y variaciones estacionales de nutrientes en las ramas de once fanerófitos mediterráneos. 2004. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza. 171 pp.
- Montenegro, G. 1986. Formas de crecimiento: su definición y naturaleza de sus adaptaciones al ambiente utilizando el sistema de monocaracteres. Rev. Acad. Col. Cien. Exac. Fis. Nat. 16 (61): 11-20.

- Montenegro, G., Avila, G., Aljaro, M. E., Osorio, R. & Gómez, M. 1989. Chile. In: Orshan, G. (Ed.): Plant phenomorphological studies in Mediterranean type ecosystems. Kluwer Academic Publishers. Dodrecht. pp. 347-387.
- Montserrat-Martí, G., Palacio, S., Milla, R., Gimenez-Benavides, L. 2011. Meristem growth, phenology, and architecture in chamaephytes of the Iberian Peninsula: insights into a largely neglected life form. *Folia Geobot.* 46: 117-136.
- Mooney, H. A. 1974. Plant form as related to environment. In: Tüxen R. (ed.). *Handbook of vegetation science IV*. Junk, Den Haag. 111-122.
- Mooney H. A. & Dunn E. L. 1970. Convergent evolution of Mediterranean climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* 24: 292-303.
- Mooney H. A., Harrison A. T., Morrow P. A. 1975. Environmental limitations of photosynthesis on a Californian evergreen shrub. *Oecologia* 19: 293-301.
- Mooney, H. A. 1981. Primary production in Mediterranean-climate regions. In Di: Castri, F., Goodall, D. W. & Specht, R. L. (eds.) *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier. Amsterdam. 249-255 pp.
- Mota Poveda, J. F., Sánchez Gómez, P. & Guirado Romero, J.S. 2011. Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores. Almería. 636 pp.
- Mota, J. F., Cabello, J., Valle, F. 1993. Dolomitic vegetation of the Baetic Ranges. *Plant Ecol.* 109: 29-45.
- Mota, J. F., Medina-Cazorla, J. M., Bruno, F., Pérez-García, F. J., Pérez-Latorre, A. V., Sánchez-Gómez, P., Torres, J. A., Benavente, A., Blanca, G., Gil de Carrasco, C., Lorite, J. & Merlo, M. E. 2008. Dolomite flora of the Baetic Ranges glades (South Spain). *Flora* 203: 359-375.
- Muñoz Garmendia, F., Navarro Aranda, C. & Quintanar Sánchez, A (Eds.). 2015. *Flora Iberica 9*. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- Navarro T., El Oualidi, J. Sghir Taleb, M. Pascual, V., Cabezudo, B. & Milla, R. 2010. Leaf patterns, leaf size and ec ologically related traits in high Mediterranean mountain on the Moroccan High Atlas. *Plant Ecol.* 210: 275-290.
- Nobel, P. S. 1999. *Physiochemical and en vironmental plant physiography*. Academic Press. San Diego. 600 pp.
- Noble, I. R. & Slatyer, R. O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.

- Ojeda, F., Marañón, T, & Arroyo, J. 1996. Postfire Regeneration of a Mediterranean Heathland in southern Spain. *Int. J. Wildland Fire* 6 (4): 191-198.
- Ordnuff, R. 1974. *An introduction to California Plant Life*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press. 357 pp.
- Orshan, G. 1964. Seasonal dimorphism of desert and mediterranean chamaephytes and their significance as a factor in their water economy. In: Rutter, A. J. & Whitehead, F. H. (Eds.) *Water in relation to plants*. Blackwell. Oxford. pp. 206-222
- Orshan, G. 1982. Monocharacter growth-form types as a tool in an analytic-synthetic study of growth forms in Mediterranean type ecosystems. A proposal for an inter-regional program. *Ecol. Mediterr.* 8: 159-171.
- Orshan, G. 1983. Approaches to the definition of Mediterranean growth forms. In: Kruger F.J. (ed.), *Mediterranean type ecosystems: The role of nutrients*. Springer-Verlag, Berlín. New York. USA. pp. 86-100.
- Orshan, G. 1986. Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Ann. Bot.* 54: 7-37.
- Orshan, G. 1989a. Shrubs as a growth form. In: McKell C.M. (ed.). *The biology and utilization of shrubs*. Academic press. New York. Inc. pp. 249-265.
- Orshan G. (ed.) 1989b. *Plant phenomorphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 404 pp.
- Orshan, G., Leroux, A. & Montenegro, G. 1984. Distribution of monocharacter growth form types in mediterranean plant communities of Chile, South Africa and Israel. *Bull. Soc. Bot. France (Actualités Botaniques)* 131: 427-439.
- Palacio, S. 2006. Fenomorfología y estrategias funcionales de los principales tipos de caméfitos leñosos mediterráneos del prepirineo. Tesis doctoral. Instituto Pirenaico de Ecología (C. S. I. C.). 203 pp.
- Palacio, S., Maestro, M. & Montserrat-Martí, G. 2007. Seasonal dynamics of non-structural carbohydrates in two species of mediterranean sub-shrubs with different leaf phenology. *Environ. Exp. Bot.* 59: 34-42.
- Parkhurst, D. F. & O. L. Loucks. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60: 505-537.
- Parsons, D. J. 1976. Vegetation structure in the Mediterranean scrub communities of California and Chile. *J. Ecol.* 64: 435-447.

- Pate, J. S., Dixon, K. W. & Orshan, G. 1984. Growth and life form characteristics of Kwongan species. In: Pate, J. S. & Buurds, J. S. (Eds.). Kwongan-Plant life in the sand plain. University of Western Australia. pp. 84-100.
- Pate, J. S, Kuo, J. & Davidson, N. J. 1990. Morphology and anatomy of the haustorium of the root hemiparasite *Olax phyllanthi* (Olacaceae), with special reference to the haustorial interface. *Ann. Bot.* 65(4): 425-436.
- Patiño, S. et al. 2012. Coordination of physiological and structural traits in Amazon forest trees. *Biogeosciences* 9: 775-801.
- Paula S., Pausas, J. G. 2009. BROTT: a plant trait database for Mediterranean Basin species. Version 2009.01. Available at: <http://www.uv.es/jgpauas/brot.htm> (accessed 2 March 2009).
- Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo, B. 2002. Use of monocharacteristic growth forms and phenological phases to describe and differentiate plant communities in Mediterranean- type ecosystems. *Plant Ecol.* 161: 231-249.
- Pérez Latorre, A. V., Cabezudo, B., Navarro, T. & Nieto, J. M. 1995. Caracterización fenológica y ecomorfológica de alcornocales andaluces (Málaga, España). *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 554-560.
- Pérez Latorre, A. V., Caritat, A. & Vilar, L. 2001. Use of growth form for describing and comparing *Quercus suber* forest in the Iberian Peninsula. *Phytocoenologia* 31 (1): 109-121.
- Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo, B. 2006. Phenomorphology and eco-morphological characters of *Rhododendron lauroid* forests in the Western Mediterranean (Iberian Peninsula, Spain). *Plant Ecol.* 187: 227-247.
- Pérez Latorre, A. V., Gavira, O. & Cabezudo, B. 2007. Ecomorphology and phenomorphology of Mediterranean heathlands (SW Iberian Peninsula) *Phytocoenologia* 37 (2) 239-268.
- Pérez Latorre, A. V., Hidalgo Triana, N. & Cabezudo, B. 2013. Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin. *Anales Jard. Bot. Madrid* 70 (1): 62-71.
- Pérez-Harguindeguy, N. A. et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61: 167-234.
- Petchey, O.L. & Gaston, K. J. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B* 269, 1721-1727.

- Pichi Sermolli, R. E. G. 1948. Flora y vegetazione delle serpentini. *Webbia* 6: 1-378.
- Proctor, J. & Woodell Stanley R. J. 1975. The ecology of serpentine soils. *Adv. Ecol. Res.* 9: 255-366.
- Pyšek, P., Prach, K. & Milauer, S. P. 1995. Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czechalien flora. In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M. & Wade, M., (Eds.) *Plant invasions general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing. Amsterdam. pp. 39-59.
- Quezada, E. F. 1981. El matorral en perspectiva biológica. In: Hajek E.R. (Ed.) *Monografías biológicas: bases biológicas para el uso y manejo de recursos naturales renovables: recursos de la zona de matorral y bosque esclerófilo de Chile Central*: 27-43. Chile, Pontificia Universidad Católica de Chile.
- Raunkiaer, C. 1904. Biological types with reference to the adaptation of plants to survive the unfavourable season. In: Raunkiaer C. 1934. *Life forms of plants and plant geography*. Oxford Clarendon Press. 632 pp.
- Raunkiaer, C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography; Being the Collected Papers of C. Raunkiaer*. Translated into English by Carter, H.G., Tansley, A.G. & Miss Fansboll. Clarendon Press, Oxford. pp. 247-249.
- Reich P. B., Ellsworth, D. S., Walters, M.B., Vose, J. M., Gresham C., Volin, J. C. & Bowman, W. D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- Roberts, B. A. & Proctor, J. 1992. The ecology of areas with serpentinized rocks. A world view. Kluwer academic publishers. Dordrecht. 421 pp.
- Rodríguez-Gallego C., Navarro, T. & Meerts, P. 2015. A comparative study of leaf trait relationships in coastal dunes in southern Spain. *Plant Ecology and Evolution* 148 (1): 57-67.
- Romane, F. 1987. Efficacité de la distribution des formes de croissance pour l'analyse de la végétation à l'échelle régionale. Thèse Doctoreus. Université de Marseille, Marseille.
- Rune, O. 1953. Plant life on serpentines and related rocks in the North of Sweden. *Acta Phytogeog. Suecica* 31: 1-139.
- Safford H. D. & Harrison S. 2004. Fire effects on plant diversity in serpentine vs. sandstone chaparral. *The Ecological Society of America. Ecology* 85(2): 539-548.

- Schimper, A. F. W. 1903. Plant geography upon a physiological basis. Oxford: Oxford University Press. 1028 pp.
- Smith, R. A. H. & Bradshaw, A. D. 1979. The Use of Metal Tolerant Plant Populations for the Reclamation of Metalliferous Wastes. *J. Appl. Ecol.* 16 (2): 595-612.
- Stalfeltt, T. M. G. 1956. Die stomatare Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. In: *Encyclopedia of plant physiology III Water relation of plants.* Springer Verlag p. 351-426.
- Starker, T. J. 1934. Fire resistance in the forest. *Journal of Forestry* 32: 462-467.
- Schulze, E. D. & Mooney, H. A. (Eds.). 1993. *Biodiversity and Ecosystem Function.* Springer-Verlag, Berlin: Germany. 525 pp.
- Tibbetts R. A. & Smith J. A. C. 1992. Vacuolar accumulation of calcium and its interaction with magnesium availability. pp. 367-73.
- Tilman, D. & Downing, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Warming, E. 1884. Om skudbygning, overvintring og foryngelse. Copenhagen: Festskr. Naturh. Foren.
- Warming, E. 1909. *Oecology of plants: an introduction to the study of plant communities.* Oxford University Press. Oxford. 448 pp.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199: 213-227.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A. & Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33: 125-159.
- Whittaker, R. H. 1954. The ecology of serpentine soils. *Ecology* 35: 258-288.
- Wright, I. J. & Westoby, M. 2003. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology* 17: 10-19.
- Wright, I. J. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Yablon, E. 2013. Functional traits, environmental gradients and community assembly in a temperate forest. PhD thesis. Washington University. 37 pp.
- Yang, Y., Zhu, Q., Peng, C. Wang, H. & Chen, H. 2015. From plant functional types to plant functional traits: A new paradigm in modelling global vegetation dynamics. *Prog. Phys. Geogr.* 1-22.

Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A, Ilic J., Jansen, S., Lewis, S. L., Miller, R. B., Swenson, N. G, Wiemann, M. C, Chave, J. 2009. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository, doi: 10.5061/dryad.234. (accessed 5 May 2009).

Apéndice I.- Caracteres funcionales y su significado adaptativo.

Caracteres que describen el sistema de la parte aérea de la planta

I Localización de las yemas de renovación (Tipo biológico).

Breve introducción al carácter

Tipo biológico o localización de las yemas de renovación es un sistema de clasificación de plantas propuesto por Raunkiaer (1934) y descrito por Whittaker (1975).

¿Cómo medir?

Es un carácter categórico evaluado a través de observación de campo asignando a las especies una de las siguientes categorías, siguiendo a Raunkier (1934) pero con las modificaciones aportadas por Orshan (1986):

1.-Terófitos: plantas anuales con los renuevos en las semillas

2.-Criptófitos: plantas cuyas yemas de renovación están bajo el nivel del sustrato.

3.-Hemicriptófitos: plantas cuyos renuevos están situados a ras del sustrato.

4.-Caméfitos: plantas cuyos renuevos están muy cerca del suelo, no más de 80 cm sobre el suelo a diferencia de Raunkier (1934) quien considera dicha altura 25 cm.

5.-Fanerófitos: plantas con yemas de renovación que se proyectan a más de 80 cm. sobre el suelo. Siguiendo a Pérez-Harguindeguy et al. (2013), los fanerófitos son plantas con más de 0.5 m de talla.

6.-Amfífitos: plantas que tienen más de un tipo de yema de renovación.

Significado adaptativo

Puesto que la existencia de órganos perennes implica que las plantas puedan sobrevivir en la estación desfavorable, la localización de estas yemas puede ser un carácter de adaptación de las plantas al clima.

II Caída periódica de órganos:

Breve introducción al carácter

Este carácter, fue elegido por Orshan (1953) como mejor representante de adaptaciones de las plantas en ecosistemas áridos en comparación con la localización de yemas.

¿Cómo medir?

Es un rasgo categórico que se mide mediante observaciones de campo a largo plazo (al menos un ciclo de un año, como en

fenología), ya que se trata de una caída de órganos periódica y no estacional.

Se proponen las siguientes categorías:

1. Plantas que se desprenden del cuerpo vegetativo al completo: son plantas en las que los renuevos están en las semillas.

2. Plantas que se desprenden de tallos: son plantas que periódicamente tiran tallos enteros sin dejar ninguna parte (órgano) de la planta con vida por encima del suelo.

3. Plantas que se desprenden de ramas: son plantas que periódicamente se desprenden de algunas de sus ramas vegetativas, entendiéndose por rama vegetativas aquellas que son puramente vegetativas (sin estructuras reproductivas) o mixtas (con partes vegetativas y partes reproductivas).

Pueden ser subdivididas en dos tipos:

a) Desprendimiento de ramas basípeto: las partes de las ramas de las que se desprende la planta son las partes superiores.

b) Desprendimiento acrópeto de ramas: las plantas se desprenden de ramas que van muriendo desde abajo hacia el ápice, quedando éste vivo.

4. Plantas que se desprenden de hojas: plantas que periódicamente tiran sólo sus hojas y sus inflorescencias. Suelen ser arbustos de gran talla y árboles.

III Altura de la planta

¿Cómo medir?

La altura de la planta se toma en el gradiente vertical de la luz. Para plantas con rosetas, se toma la altura de la roseta con el escapo. Para este carácter, se sigue a Orshan (1986) quien propone medir la planta al completo incluyendo partes vegetativas y reproductivas y sin embargo Pérez-Harguindeguy et al. (2013) sólo mide las partes verdes.

Breve introducción al carácter

Se entiende como la altura máxima de la planta en condiciones ecológicas óptimas.

Las clases son:

1. ≤ 10 cm.
2. 10-25 cm.
3. 25-50 cm.
4. 50-100 cm.
5. 1-2 m.
6. 2-5 m.
7. 5-10 m.
8. 10-20 m.

9. 20-30 m.

10. >30 m

Para el caso concreto de plantas lianoides, se toma como altura de la planta la altura de la planta en la que se produce el enredo, puesto que el tallo de estas plantas suele ser un tallo voluble de una gran longitud para poder captar la luz.

Significado adaptativo

Este carácter está relacionado con la competitividad de la planta, su fecundidad y con los intervalos de crecimiento en los que las plantas pueden crecer bajo situaciones de estrés ambiental. En la comunidad vegetal tiene que ver con la estratificación de tipos biológicos.

IV Diámetro de copa

Breve introducción al carácter

Es el diámetro de la proyección vertical de la copa o corona en el suelo (diámetro).

¿Cómo medir?

Desde una posición vertical, se toma una fotografía y se mide el diámetro de la planta.

Las clases son:

1. <10 cm.
2. 10-25 cm.
3. 25-50 cm.
4. 50-100 cm.
5. 1-2 m.
6. 2-5 m.
7. 5-10 m.
8. >10 m.
9. Sin sentido.

Significado adaptativo

Tiene que ver con la competitividad de la planta para eliminar por sombreado a otras competidoras o para proteger sus propias plántulas, en combinación con el siguiente carácter.

V Densidad del dosel o de la copa (en porcentaje)

¿Cómo medir?

En posición vertical se ha de medir el porcentaje de ramas en comparación con el porcentaje de suelo.

Breve introducción al carácter

Es la proyección vertical de las hojas en el suelo expresada como un porcentaje del área incluida en la proyección del perímetro de la copa.

Las clases son:

1. <10 %

2. 10-25 %

3. 25-50 %

4. 50-75 %

5. 75-90 %

6. >90 %

7. Sin sentido

Significado adaptativo

Relacionado con la producción o no de sombra al suelo, lo que influye en la competencia lumínica y la creación o no de estratos nemorales (plantas umbrófilas).

Caracteres anatómicos

VI Consistencia del tallo

¿Cómo medir?

Se mide manipulando el tallo, ya que los holóxilos cuando se fuerzan se rompen y por el contrario, los áxilos no se rompen al manipularlos.

Los tipos son:

1. Holóxilos: plantas con todas sus ramas lignificadas.
2. Hemíxilo: plantas con parte de sus ramas no lignificadas.
3. Áxilos: plantas que no portan ramas lignificadas.
4. Tallos suculentos

Significado adaptativo

Resistencia física a la rotura y flexibilidad al paso de ganado y al viento. Posibilidad de alcanzar grandes tamaños (holóxilas) o solo pequeños tamaños (áxilas).

VII Consistencia de la corteza

¿Cómo medir?

Se ha de recolectar material (ramas) de varios individuos o del tronco o viejos tallos.

Breve introducción al carácter

Es la consistencia debida a lignificación y forma del tejido epidérmico más externo de las partes más antiguas del tronco o tallos.

Los tipos son los siguientes:

1. Lisa: como la de una rama joven, sin protuberancia alguna.
2. Fibrosa, en hilos: que se desprende en forma de fibras muy delgadas.
3. Escamosa: se desprende en forma de escamas laminares de entre 1 mm. y 3 cm.
4. Papirosa: se desprende en partes más grandes que la anterior aunque incluso láminas más delgadas de 2mm, las cuales se caen o se rompen fácilmente.

5. Callosa: la corteza se cae en trozos muy grandes, tridimensionales.
6. Suberosa: la corteza está formada por corcho más o menos delgado.
7. Flecosa: se desprende en forma de fibras delgadas y largas (flecós). Este tipo fue añadido por Pérez Latorre & Cabezado (2002).
8. Estriada: se agrieta con marcas en forma de estrías y generalmente no se desprende. **Este tipo ha sido añadido a partir de los estudios realizados en este trabajo.**

Significado adaptativo

La estructura y bioquímica de la corteza puede estar relacionada con la defensa de la planta frente al clima, herbívoros y fuego.

VIII Espesor de la corteza en mm.

¿Cómo medir?

Se ha de recolectar material (ramas) de algunos individuos de ramas o troncos viejos y en laboratorio se ha de medir el espesor utilizando un calibre.

Significado adaptativo

El espesor de la corteza está relacionado con el fuego ya que la corteza aisla del fuego a los meristemas y primordios de yemas sobre todo en especies arbustivas y/o arbóreas.

Breve introducción al carácter

Es el espesor (en mm) de la corteza, la cual se define como la parte epidérmica del tallo que es más externa a los vasos conductores.

Las categorías son:

1. < 2 mm.
2. 2-5 mm.
3. 5-10 mm.
4. 10-20 mm.
5. 20-50 mm.
6. >50 mm.
7. Ninguna.

IX Ritmo de caída de la corteza

¿Cómo medir?

Se estima a partir de la edad de la corteza del tronco o de ramas en arbustos o semi-arbustos y matas y cuando se está desprendiendo.

Significado adaptativo

El desprendimiento de corteza tiene que ver con el engrosamiento anual de las ramas y la caída en gran cantidad forma materia inorgánica en el suelo y/o en la propia planta,

que puede favorecer la extensión y potencia de los incendios.

Breve introducción al carácter

Es el intervalo de tiempo que transcurre entre el nacimiento de la rama nueva y la detección de la caída de su corteza.

Los tipos son:

1. Después de un año.
2. Después de 2-5 años.
3. Después de 5 años.
4. Ninguno.

X Espinescencia

¿Cómo medir?

Las espinas en cualquier parte vegetativa de la planta deben ser consideradas (tallos, ramas, ramitas y hojas) en el campo o en el laboratorio. Son clasificadas en función de su localización.

Breve introducción al carácter

Presencia de órganos espinescentes en cualquier parte de la planta.

Significado adaptativo

Las espinas están relacionadas con la protección contra herbivoría (defensa) y la aridez del clima por transformación de hojas.

Los tipos son:

1. Tallos.
2. Hojas.
3. Tallos y hojas.
4. Ausente.

Caracteres que describen los órganos fotosintéticos

XIa Tamaño de la hoja en cm² –hojas de dolicoblastos y hojas de braquiblastos-

¿Cómo medir?

Se ha de medir la lámina de hojas individuales sin peciolo o raquis, y se han de tomar varias medidas utilizando papel milimetrado. Para cada planta, se calcula la media. Para hojas divididas con lóbulos, la anchura de la hoja se mide como el máximo diámetro de un círculo o elipse imaginaria que puede englobar a una hoja; para las hojas divididas en folíolos es la suma de las unidades fotosintéticas.

Breve introducción al carácter

El tamaño de la hoja es la superficie proyectada unilateralmente de la media de varias láminas de hojas de una misma planta expresado en cm².

Las clases son:

1. Subleptófila: < 0,10 cm²

2. Leptófila: 0,10-0,25 cm²
3. Nanófila: 0,25-2,25 cm²
4. Nano-micrófila: 2,25-12,25 cm²
5. Micrófila: 12,25-20,25 cm²
6. Micro-mesófila: 20,25-56,25 cm²
7. Mesófila: 56,25-180,25 cm²
8. Macrófila: 180,25-1640,25 cm²
9. Megáfila: >1640,25 cm²

Significado adaptativo

Este carácter tiene importantes consecuencias en el balance de energía, intercambio de CO₂ y de agua en la hoja.

XIIa Longitud de órganos fotosintéticos en cm en hojas de dolíoblastos y de braquiblastos y en tallos fotosintéticos

¿Cómo medir?

Se ha de medir la longitud de la lámina de la hoja. Para el caso de tallos fotosintéticos, se ha de medir la longitud del tallo verde fotosintéticamente activo.

Breve introducción al carácter

Es la longitud de la lámina de la hoja o del tallo en el caso de tallos fotosintéticos.

Los tipos son:

1. < 1cm.
2. 1-2 cm.
3. 2-5 cm.
4. 5-10 cm.
5. 10-20 cm.
6. 20-50 cm.
7. >50 cm.
8. Ninguno.

Significado adaptativo

La longitud está relacionada con el intercambio de gas y temperatura de la hoja con el medio. En el caso de los tallos fotosintéticos, la longitud será mayor en plantas nemorales y en especies sin hojas ya que en este tipo de plantas el tallo adquiere un papel muy relevante en el intercambio.

XIIIa Anchura de órganos fotosintéticos en mm, para hojas de dolíoblastos y de braquiblastos y para tallos fotosintéticos

¿Cómo medir?

Se ha de medir la anchura de la lámina de la hoja. Para el caso de tallos fotosintéticos, se mide la anchura del mismo.

Breve introducción al carácter

Es la anchura de la lámina de la hoja o del tallo en el caso de tallos fotosintéticos.

Las anchuras propuestas son:

1. <1 mm.
2. 1-2 mm.
3. 2-3 mm.
4. 3-5 mm.
5. 5-10 mm.
6. 10-20 mm.
7. 20-50 mm.
8. > 50 mm.
9. Ninguno.

Significado adaptativo

También está relacionada con el intercambio de gas y temperatura de la hoja con el medio.

XIV Color de la hoja y/o de los tallos asimiladores

¿Cómo medir?

Considerando de modo cualitativo los colores de la hoja (haz y envés) o de los tallos.

Breve introducción al carácter

Es el color que presenta la hoja tanto en su haz como en su envés.

Las clases de color según Orshan (1986) son las siguientes:

1. Toda verde.
2. Toda glauca.
3. Toda blanca.
4. Marrón o roja.
5. Transparente.
6. Bicolor- verde o blanca.
7. Bicolor- glauca o blanca.
8. Otras hojas bicoloreadas.
9. Ninguna.

Para este estudio, se ha añadido la clase bicolor verde y marrón.

Significado adaptativo

El color está relacionado con adaptación a la xericidad del clima y el exceso de luz.

XV Ángulo de la hoja

¿Cómo medir?

Mediante la observación de la inserción de la hoja en el tallo, en función del ángulo formado entre peciolo y tallo.

Breve introducción al carácter

Se considera como la posición de las hojas respecto a la posición de las ramas.

Las posiciones son las siguientes:

1. Principalmente horizontal.
2. Principalmente vertical.
3. Todas las transiciones entre horizontal y vertical.

4. Ninguna.

Significado adaptativo

Este carácter es importante para el intercambio gaseoso, las relaciones con la temperatura en la hoja y la luminosidad, tanto para interceptar radiación como para no permitir que pase hacia estratos inferiores.

XVI Tomentosidad de la hoja

¿Cómo medir?

Observando las hojas mediante lupa en el campo o en el laboratorio.

Breve introducción al carácter

Se entiende que una hoja tomentosa es aquella que está cubierta por más de un 10% de cualquier tipo de pelos.

Se pueden dar los siguientes tipos:

1. hojas no tomentosas.
2. hojas tomentosas sólo por el envés.
3. hojas tomentosas solo en el haz.
4. hojas tomentosas en ambas caras.
5. Ninguno.

Significado adaptativo

La tomentosidad de la hoja está relacionada con las pérdidas de agua de la hoja por transpiración y con la reflexión de la luz para especies heliófilas, así como la disminución de palatabilidad para los herbívoros (Azorín & Gómez, 2008).

XVII Consistencia de la hoja

¿Cómo medir?

En muestras frescas, se mide la resistencia al doblar la hoja y su plasticidad o elasticidad a la deformación.

Breve introducción al carácter

Se define como la resistencia de la hoja a ser fracturada debido a la lignificación más o menos profunda.

Se proponen 6 tipos:

1. Malacófilas.
2. Semi-esclerófilas.
3. Esclerófilas.
4. Semi-suculentas.
5. Suculentas con agua.
6. Suculentas con resinas.
7. Ninguno.

Malacófilas se entiende como hojas "soft leaves" y esclerófilas como "hard leathery leaves" según Orshan (1986) y según Rodríguez et al. (2015).

Significado adaptativo

Este carácter es un buen indicador de la inversión relativa en carbono (lignificación) para protección estructural del tejido fotosintético. Hojas fuertes, estarán mejor protegidas contra factores abióticos (sequías, falta de nutrientes) y daños de herbívoros.

XVIII Resinas superficiales

¿Cómo medir?

Se ha de chequear si existen sustancias aromáticas o resinosas en cualquier parte de la planta (Cornelissen et al., 2003) especialmente en hojas Orshan (1986).

Breve introducción al carácter

Presencia o no de componentes químicos en algún órgano de la planta.

Se definen dos clases:

1. Presencia.
2. Ausencia.

Significado adaptativo

Las resinas en el cuerpo de la planta contribuyen a la inflamabilidad (Cornelissen et al., 2003) o pueden reducir la transpiración de la hoja (Orshan, 1986). También hacen a la planta desagradable para los herbívoros.

XIX Área hoja/ área de los tallos fotosintéticos (ratio)

¿Cómo medir?

Se ha de medir tanto el área de la hoja como el área del tallo fotosintético.

Breve introducción al carácter

Es la relación entre el área de la hoja y el área de los tallos asimiladores.

Se sugieren 5 clases:

1. ∞ (sin tallos asimiladores, solo hojas).
2. ∞ a 1 (más hojas asimiladoras que tallo fotosintético).
3. 1 (tallos asimiladores = hojas).
4. 1-0 (más tallo fotosintético que hojas asimiladoras).
5. 0 (sin hojas, solo tallos asimiladores).

Significado adaptativo

Da idea de la mezcla de adaptaciones a la toma de luz por parte de la planta usando hojas y/o tallos fotosintéticos.

Caracteres que describen los órganos subterráneos

XX Morfología del sistema radical

¿Cómo medir?

Es necesario extraer la planta con la raíz. Algunas veces es necesario acudir a individuos jóvenes ya que son más fáciles de extraer.

Breve introducción al carácter

Se trata de la morfología de la raíz sin tener en cuenta la profundidad.

Se proponen los siguientes tipos:

1. Raíz pivotante o apical: se trata de una raíz pivotante geotrópica positiva sin ramificaciones laterales.
2. Raíz horizontal: la raíz principal se extiende unos pocos centímetros en profundidad y ahí se desarrolla solo en horizontal.
3. Raíz horizontal-vertical: este tipo se compone de una raíz relativamente profunda que a su vez extiende ramas horizontales.
4. Raíz hemisférica: estas raíces penetran de forma horizontal. Se ramifican y distribuyen en el suelo de forma hemisférica.
5. Raíces en red: las raíces forman una especie de nodo o red.

Significado adaptativo

La morfología de la raíz proporciona información acerca del suelo: nutrientes y agua.

XXI Profundidad del sistema radical

¿Cómo medir?

Se ha de seleccionar un individuo, y con ayuda de una azada, se ha de abrir una zanja vertical cerca de la base del tallo hasta la parte final de la raíz.

Breve introducción al carácter

Se mide como la biomasa radical de un individuo distribuida verticalmente a través del suelo.

Las clases son:

1. <10 cm.
2. 10-25 cm.
3. 25-50 cm.
4. 50-100 cm.
5. 1-2 m.
6. 2-5 m.
7. >5 m.
8. None.

Significado adaptativo

La profundidad de la raíz proporciona información acerca de dónde están el agua y los nutrientes en el suelo, de su disponibilidad, de la posible competencia bajo el suelo entre especies, y por último de los flujos en el suelo.

XXII Extensión del sistema radical

Breve introducción al carácter

Se considera el máximo desarrollo horizontal del sistema radical.

Las clases son:

1. <10 cm
2. 10-25cm
3. 25-50 cm
4. 50-100 cm
5. 1-2 m
6. 2-5 m
7. >5 m
8. Ninguno

¿Cómo medir?

Se mide como la biomasa radical de un individuo distribuida horizontalmente a través del suelo

Significado adaptativo

Proporciona información sobre la base física que sujeta la parte aérea y la cantidad de volumen de suelo explorado y accesible por las raíces.

XXIII Modificación de la raíz

Breve introducción al carácter

Presencia de modificaciones en la raíz.

¿Cómo medir?

Se necesita estudiar la raíz extraída y ver si presenta alguna de las siguientes modificaciones.

Las categorías son:

1. Raíces carnosas
2. Tubérculos
3. Raíces leñosas acumuladoras de agua
4. Raíces chupadoras
5. Raíz zanco
6. Raíz contráctil
7. Ninguna

Significado adaptativo

La presencia de algunos de estos tipos de raíces puede proporcionar la resistencia a vivir en medios de condiciones ambientales extremas como por ejemplo las raíces tuberculosas, zanco etc.

XXIV Modificación de las raicillas

Breve introducción al carácter

Presencia de modificaciones en las raicillas.

¿Cómo medir?

Estudiando las raicillas bajo la lupa.

Hay las siguientes categorías

1. Raíces mucilaginosas con arena.
2. Raíz napiforme.
3. Raíz restioide.
4. Micorriza.
5. Raíz nodular.
6. Raíz abalorio.
7. Raíces en "beaded".
8. Ninguna.

Significado adaptativo

La presencia de estas modificaciones puede proporcionar la resistencia a vivir en medios de condiciones ambientales inhóspitas.

XXV Morfología de tallos subterráneos

Breve introducción al carácter

La morfología de los tallos subterráneos se describe en función de Du Rietz (1931).

¿Cómo medir?

Estudiando el sistema radical al completo.

Hay los siguientes tipos:

1. Rizomas.
2. Rizoides.
3. Subols.
4. Tallos tuberosos.
5. Estolón.
6. Lignotuber.

Significado adaptativo

La presencia de este tipo de tallos puede proporcionar a la planta la capacidad de rebrotar después de un fuego (por ejemplo el lignotuber), o ante otras perturbaciones. Además, la presencia de estas estructuras puede modificar el tipo biológico de la planta, confiriéndole una mayor competencia bajo el suelo y por tanto a nivel aéreo.

Caracteres que describen la estacionalidad y la longevidad

XXVI Duración de la vida de la planta

¿Cómo medir?

Se ha de identificar las unidades de crecimiento anual que hay en la planta y contarlas.

Breve introducción al carácter

La longevidad de la planta se entiende como el tiempo de vida potencial de una planta cuando crece bajo condiciones ecológicas

óptimas y no es interrumpida por ningún factor accidental (por ejemplo fuego; Orshan, 1986).

Los tipos de duración de vida de la planta sugeridos por Orshan (1986) son (en años):

1. <1.
2. 1 – 2.
3. 2 – 5.
4. 5 – 25.
5. 25 – 50.
6. 50 – 100.
7. > 100.

Significado adaptativo

Este carácter está relacionado con el tipo biológico y puede ser decisivo para la presencia de la especie en los ecosistemas, para la lignificación, la altura, la biomasa, etc.

XXVII Duración de la vida de las hojas en meses (hojas de dolicoblastos y de braquiblastos).

¿Cómo medir?

Hay varios métodos, pero el más usado requiere estudiar el ciclo fenológico al completo para calcular censos periódicos de la vida útil de las hojas en las diferentes ramas.

La duración de la hoja es calculada para hojas de braquiblastos y también se calcula la duración de los tallos asimiladores.

Breve introducción al carácter

Es el tiempo durante el cual la hoja permanece fisiológicamente activa (verde) e intacta.

Categorías

Las categorías son (en meses):

1. < 6.
2. 6–14.
3. 14–26.
4. 26–38.
5. 38–50.
6. 50–62.
7. >62.

Significado adaptativo

La longevidad de la hoja puede estar relacionada con una estrategia de conservación de nutrientes y/o agua en hábitats con condiciones ambientales estresantes. Además, es una cuestión central en la disyuntiva entre la tasa de crecimiento y la protección de la planta o conservación de nutrientes. Es un carácter

muy relacionado con las esclerofilia y la malacofilia.

XXVIII Duración de la vida de tallos asimiladores en años

Las clases (en años) son:

1. <1.
2. 1-2.
3. 2-3.
4. 3-5.
5. >5.
6. Ninguna.

XXIX Estacionalidad de órganos asimiladores

¿Cómo medir?

Se ha de estudiar a la planta cada mes haciendo censos fenológicos en las hojas y tallos.

Breve introducción al carácter

La estacionalidad está definida por la actividad en las distintas estaciones en la cual las plantas están realizando fotosíntesis. Esto implica dividir el año en cuatro estaciones, en las que se evalúa dicha actividad.

Proponemos las siguientes categorías para este trabajo:

1. Sin desprendimiento de órganos: plantas que siempre tienen órganos verdes
2. Con desprendimiento en invierno: plantas que tiran todos sus órganos en invierno.
3. Caducos de verano: plantas que se desprenden de sus órganos fotosintéticos en verano.
4. Semidecíduos de invierno: plantas que se desprenden de forma parcial de sus hojas en el invierno.
5. Semidecíduos de verano: plantas que se desprenden de forma parcial de sus hojas en el verano.

En este trabajo se ha introducido la expresión de semidecuidad siguiendo a Navarro & Cabezado (1998), que denominaron a las plantas que presentaban esta estrategia como semidecíduas de verano. Esta misma idea también coincide con la que ya expusieron Rodríguez et al. (2015) en su trabajo, donde diferenciaron a las plantas semicaducas como las que reducen sus hojas durante el verano a braquiblastos y coincidiría con la idea expuesta por

Montserrat-Martí et al. (2004) de “summer deciduos” para áreas donde el único período estresante es el verano.

Significado adaptativo

La pérdida o no de hojas está relacionada con el gasto en recursos para fabricar nuevas hojas o en crecer. Decisivo a la hora de identificar la adaptación a climas con un período desfavorable, frío (montaña) o de sequía (Mediterráneo, Tropical sabanoide).

XXX Estación principal de crecimiento de los tallos

¿Cómo medir?

Se trata de un dato fenológico. Ver capítulo 2: Fenología.

Breve introducción al carácter

Los tallos están creciendo desde que las hojas protectoras (o la protección) del meristemo apical inician el desarrollo visible hasta que termina el estiramiento del tallo y el desarrollo de las hojas superiores.

Se definen cuatro estaciones para este y los siguientes caracteres fenológicos:

1. Primavera: delimitada de marzo a mayo.
2. Verano: delimitado de junio a Agosto.
3. Otoño: delimitado de septiembre a noviembre.
4. Invierno: de diciembre a febrero.
5. Bío o multi-estacional.

Significado adaptativo

Tiene que ver con la creación de nueva biomasa fotosintética.

XXXI Estación principal de floración

¿Cómo medir?

Se trata de un dato fenológico. Ver capítulo 2: Fenología.

Breve introducción al carácter

Se define como la presencia de flores en las plantas estudiadas.

Se definen cuatro estaciones para este:

Las mismas estaciones que para el carácter de crecimiento.

Significado adaptativo

El significado estará muy relacionado con el clima y la altitud y puede tener consecuencias sobre la polinización.

Caracteres que describen la regeneración, multiplicación o trofismo

XXXII Multiplicación vegetativa

Breve introducción al carácter

Estudio de los órganos subterráneos y aéreos de la planta capaces de realizar funciones de reproducción vegetativa.

¿Cómo medir?

Observando la presencia de dichos órganos tanto en campo como en laboratorio.

La naturaleza de los órganos a través de los cuales se lleva a cabo la multiplicación vegetativa puede ser:

1. Mediante órganos superficiales.
2. Mediante órganos subterráneos
3. Disyuntor de tallo o raíz
4. Ninguno

Significado adaptativo

Relacionado con el éxito en la distribución de la planta y con su grado de competitividad con las demás especialmente después de una perturbación ambiental.

XXXIII Regeneración post fuego

¿Cómo medir y qué medir?

Se ha de muestrear un lugar que haya sido afectado por un fuego no hace mucho tiempo pero sin embargo el ecosistema ha tenido que tener tiempo para que las especies rebroten o las semillas germinen y así detectar quiénes son las que tienen la capacidad de rebrotar y desde qué órganos o si lo hacen mediante semillas.

Breve introducción al carácter

Una especie que ha sido afectada por un fuego, puede desarrollarse a partir de semillas, rebrotar vegetativamente desde su parte basal o subterránea o puede no sobrevivir porque no tenga ninguna de las estrategias anteriores.

En general, hay tres estrategias respuesta en un ecosistema que ha sido afectado por el fuego: 1) la planta muere y no tiene ninguna estrategia de supervivencia, 2) se produce rebrote de la planta procedente de órganos aéreos, basales o bajo el suelo, y 3) germinación de la planta a partir de un banco de semillas que es activado por el fuego (Orshan, 1986; Pausas & Bradstock, 2007).

Los tipos de regeneración propuestos por Orshan (1985), FAO (1981) y Pausas & Bradstock (2007) son:

1. Regeneración de la planta a partir de yemas epicórmicas bajo el suelo. El rebrote se produce a partir de yemas epicórmicas las cuales están latentes en la base de los tallos, por ejemplo en lignotubers,
2. Regeneración de la planta a partir de yemas epicórmicas sobre el suelo. El rebrote se produce de yemas que están latentes en tallos.
3. Regeneración de la planta mediante yemas no epicórmicas aéreas. Las yemas están en partes aéreas de las plantas, por ejemplo en hojas que no son hojas verdaderas por ejemplo los filocladós.
4. Regeneración de las plantas mediante yemas no epicórmicas bajo el suelo: el rebrote es a partir de yemas que pueden estar en raíces, rizomas, bulbos, tubérculos, etc.
5. Regeneración mediante semillas. Muchas plantas mediterráneas pueden tener un banco de semillas que persista al fuego y por tanto se produce una nueva generación de plántulas después de un fuego. En este caso, se considera una persistencia no a nivel de individuo, sino a nivel de la población.

Significado adaptativo

Se trata de un importante carácter relacionado con la persistencia de las especies en los ecosistemas con episodios recurrentes de fuego.

XXXIV Tipos tróficos

Breve introducción al carácter

Se refiere al modo en el que la planta obtiene la materia y la energía.

¿Cómo medir?

Se ha de comprobar la raíz para ver si existen nódulos, o si se trata de plantas que parasitan. Las especies carnívoras están muy bien caracterizadas botánicamente y son fáciles de identificar.

Los tipos son (Orshan, 1986):

1. Autótrofo estricto.
2. Fijador de nitrógeno.
3. Saprófito.
4. Hemiparásito de tallo.
5. Hemiparásito de raíz.

6. Parásito de tallo.
7. Parásito de raíz.
8. Plantas carnívoras.

Significado adaptativo

Carácter importante en los ecosistemas alterados y en los oligotróficos que limitan a las plantas a determinados hospedadores o ecosistemas muy singulares.

XXXV Tipo de fruto

¿Cómo medir?

Se ha de recolectar el fruto para identificarlo.

Breve introducción al carácter

Se ha de estudiar el fruto como se propone en Pérez Latorre et al. (1996).

Los tipos son (Font Quer, 2001):

1. Seco: con pericarpo no carnoso
2. Carnoso: con pericarpo y consistencia carnosa. Incluye frutos secos pero con grandes semillas carnosas como los glandes (bellotas).

Significado adaptativo

La formación y maduración de un fruto carnoso consume más agua y recursos nutritivos que un fruto seco. Generalmente los frutos secos indican comunidades de matorral, iniciales en la sucesión y los carnosos etapas climáticas arbóreas y arbustivas.

XXXVI Tipo de rama

Breve introducción al carácter

Este carácter fue introducido por Orshan (1989) pero **en este trabajo es la primera vez que es utilizado de forma complementaria como carácter ecomorfológico**. Las plantas pueden tener un tipo de rama (braquiblastos o dolíoblastos) o pueden tener ambos tipos de ramas. La definición de cada rama se encuentra en este capítulo: Fenología, puesto que a pesar de que es un carácter es anatómico-morfológico, también fenológico pues cada tipo de rama puede desarrollarse en estaciones distintas.

¿Cómo medir?

Estudio de los distintos tipos de ramas de la especie.

Los tipos de ramas son:

1. Sólo dolíoblastos
2. Sólo braquiblastos.
3. Ambos tipos.

Significado adaptativo

Carácter capaz de distinguir entre plantas con dimorfismo estacional. Los dos tipos de ramas pueden condicionar el tipo biológico y la biomasa, altura de la planta, etc. Los braquiblastos se asocian a medios más estresantes puesto que pueden crecer en cualquier evento de condiciones favorables.

XXXVII Morfología de la parte aérea

Breve introducción al carácter

Determinada por la estructura de la copa, tallo y ramas, lignificación y por la posición de las yemas de renuevo. Equivale a "growth form" (Cornelissen, et al., 2003) **y es la primera vez que es utilizado de forma complementaria como carácter ecomorfológico**.

¿Cómo medir?

Midiendo la altura de la planta, su copa, la posición de las yemas de renovación y la lignificación de las ramas.

Las categorías son:

1. Árboles: plantas leñosas fanerófitas con una copa elevada sobre un tronco.
2. Arbustos: planta leñosa fanerófitas de menor copa y tronco que 1.
3. Matas leñosas: caméfitos holóxilidos.
4. Matas herbáceas: caméfitos hemíxilidos.
5. Plantas herbáceas: planta anual axila.
6. Lianas: plantas cuyas raíces están en el suelo pero usan el cuerpo de otra planta para crecer y ubicar sus hojas.
7. Epífitos: plantas que crecen en el tronco o en la copa de otras plantas.
8. Parásitos: plantas con haustorios (raíz modificada) que acceden a las ramas de otras plantas para sobrevivir.

Significado adaptativo

Este carácter puede estar asociado con la estrategia de supervivencia de la planta, factores climáticos y usos del suelo así como su posición dinámica en las etapas sucesionales.

Bibliografía

- Azorín, J. & Gómez, D. 2008. Capítulo 13: Estrategias de las plantas frente al consumo por los herbívoros. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (España). 15 pp.
- Cornelissen, J. H. C, Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51: 335-380.
- Du Rietz. 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeographica Suecica* 3:1-95.
- FAO. 1981. El eucalipto en la repoblación forestal. FAO: Estudios de silvicultura y productos forestales: 11. Roma. 790 pp.
- Font Quer, P. 2001. Diccionario de botánica. Ed. Península. Barcelona. 280 pp.
- Montserrat-Martí, G., Palacio, S. & Milla, R. 2004. Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. In: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. pp.129-162.
- Orshan, G. 1953. Notes on the application of Raunkier's system of life forms in arid regions. *Palestinian Journal of Botany* 6: 120-122.
- Orshan G. 1986. Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Ann. Bot.* 54: 7-37.
- Orshan, G. (ed.). 1989. *Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Kluwer Acad. Pub. Dordrecht.
- Pausas, J. G. & Bradstock, R. A. 2007. Fire persistence traits of plants along a productivity and disturbance gradient in Mediterranean shrublands of SE Australia. *Global Ecology and Biogeography* 16: 330-340.
- Pérez-Harguindeguy N. A, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61: 167-234.
- Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo, B. 2002. Use of monocharacteristic growth forms and phenological phases to describe and differentiate plant communities in Mediterranean- type ecosystems. *Plant Ecol.* 161: 231-249
- Raunkiaer, C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography; Being the Collected Papers of C. Raunkiaer*. Clarendon Press. Oxford.
- Rodríguez-Gallego C., Navarro, N. & Meerts, P. 2015. A comparative study of leaf trait relationships in coastal dunes in southern Spain. *Plant Ecol. Evol.* 148 (1): 57-67.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Macmillan: USA.

Apéndice II.- Ficha ecomorfológica de campo.

Taxon:		Parcela:					Fecha:			
Ia Localización de yemas de renovación	Th.	Cr.	H.	Ch.	Ph.	Am.				
II Caída periódica de órganos	Caída de la planta	Caída del tallo	Desprend. de ramas basípetas		Caída de Ramas acrópeta		Caída de hojas total (caducif)	Am.		
III Altura de la planta	<10 cm	10-25 cm	25-50	50-100 cm	1-2 m	2-5 m	5-10m	10-20 m	20-30 m	> 30
IV Diámetro de copa	<10 cm	10-25 cm	25-50	50-100	1-2 m	2-5 m	5-10 m	>10	SS.	
V Densidad del dosel %	<10	10-25	25-50	50-75	75-90	>90	Sin sentido			
VI Consistencia tallo	Holóxila	Hemixila	Axila	Tallo suculento		Tallo lignificado-suculento				
VII Consistencia de la corteza	Papirosa	Callosa	Suberosa	Fibrosa (hilos)	Escamosa	Lisa	Flecosa	Estriada	Ninguno	
VIII Espesor de la corteza en mm.	<2	2-5	5-10	10-20	20-50	>50	Ninguno			
IX Ritmo de caída de la corteza	Después 1 año	2- 5 años	> 5 años	No se desprende						
X Espinescencia	Tallos	Hojas	Tallos y hojas		Ausente					
XIa Tamaño de la hoja en cm ² hojas grandes	< 0,10 Subleptófila	0,1-0,25 Leptófila	0,25-2,25 Nanófila	2,25-12,25 Nanomicrof	12,25-20,25 Microfila	20,25-56,25 Micromesóf.	56,25-180,25 Mesófila	180,25-1640,25 Macrófila	>1640,25 Megáfila	Sin hojas
XIb Tamaño de la hoja en cm ² hojas pequeñas	< 0,10 Subleptófila	0,1-0,25 Leptófila	0,25-2,25 Nanófila	2,25-12,25 Nanomicrof	12,25-20,25 Microfila	20,25-56,25 Micromesóf.	56,25-180,25 Mesófila	180,25-1640,25 Macrófila	>1640,25 Megáfila	Sin hojas
XIIa Longitud de órganos fotosint. en cm- hojas grandes	<1	1-2	2-5	5-10	10-20	20-50	>50	Ninguno		
XIIb Longitud de órganos fotosint. en cm- hojas pequeñas	<1	1-2	2-5	5-10	10-20	20-50	>50	Ninguno		
XIIc Longitud de órganos fotosintéticos en cm-tallos	<1	1-2	2-5	5-10	10-20	20-50	>50	Ninguno		
XIIIa Anchura de órganos fotosint. en mm- hojas grandes	<1	1-2	2-3	3-5	5-10	10-20	20-50	>50	Ninguno	
XIIIb Anchura de órganos fotosint. en mm- hojas pequeñas	<1	1-2	2-3	3-5	5-10	10-20	20-50	>50	Ninguno	
XIIIc Anchura de órganos fotosint. en mm-tallos	<1	1-2	2-3	3-5	5-10	10-20	20-50	>50	Ninguno	
XIV Color de la hoja	Toda verde	Toda glauca	Totalmente blanca		Verde y blanca	Glauca y blanca	Verde y glauca	Marrón o roja	Transparente	
XV Ángulo de la hoja	Principalmente horizontal			Principalmente vertical		Todas las transiciones verticales-horizontales			Hojas no asimiladoras	
XVI Tomentosis de la hoja	No tomentosa	Tomentosa en el envés		Tomentosa en el haz		Ambas caras tomentosas		Con Glandulas	Ninguno	
XVII Consistencia de la hoja	Malacófila	Semi-esclerófila		Esclerófila	Semi-suculenta		Resino suculenta	Hidro suculenta	Hojas no asimiladoras	
XVIII Resinas superficiales	Presente	Ausente								
XIX Área hoja/ Tallos fotosintéticos ratio	∞	∞ a 1	≈ 1	1 a 0	0					
XX Morfología del sistema radical	Sólo Raíz vertical		Raíz Horizontal		Vertical horizontal		Hemisférica		Reticular	Ninguno
XXI Profundidad del sistema radical	<10cm	10-25 cm		25-50cm	50-100 m	1-2 m	2-5 m	>5m	Ninguno	

XXII Extensión del sistema radical	<10cm	10-25cm	25-50cm	50-100	1-2m	2-5m	>5m	Ninguno		
XXIII Modificación de la raíz	Tubérculos carnosos de la raíz		Raíces leñosas acumuladoras de agua		Raíces chupadoras		Lignotuber	Raíz zanco	Raíces contráctiles	Ninguno
XXIV Modificación de las raicillas	Raíces mucilaginosas con arena		Raíz napiforme		Raíz Restioid	Micorrizas	Nodulos radiculares	Raíz abalorio	Raíces en racimo	
XXV Morfología de tallos subterráneos	Rizomas	Rizoide	Subols	Tallos tuberosos		Bulbos	Estolón	Ninguno		
XXVI Duración de la vida de las planta	<1 año	1-2 años	2-5 años	5-25 años	25-50 años	50-100 años	>100 años	Ninguno		
XXVII a Duración de la vida de las hojas en meses-hojas grandes	<6	6-14	14-26	26-38	38-50	50-62	>62	Ninguno		
XXVIIb Duración de la vida de las hojas en meses-hojas pequeñas	<6	6-14	14-26	26-38	38-50	50-62	>62	Ninguno		
XXVIII Duración de la vida de tallos asimiladores en años	<1	1-2	2-3	3-5	>5	Ninguno				
XXIX Estacionalidad de órganos asimiladores	Sin desprendimiento de órganos		Caída en Invierno		Caída en verano		Semidecíduos verano		Semidecíduos invierno	
XXX Estación principal de crecimiento de los tallos	Otoño (S-O-N)	Invierno (D-E-F)	Primavera (M-A-M)		Verano (J-J-A)		Bi-o-multi estacional			
XXXI Estación principal de floración	Otoño	Invierno	Primavera		Verano	Bi-o-multi estacional				
XXXII Multiplicación vegetativa	Organos superficiales		Órganos subterráneos		Disyuntor de tallo o raíz		ninguno			
XXXIII Regeneración vegetativa tras fuego	Muerte de la planta		Yemas epicormicas subterráneas		Yemas epicormicas aéreas		Yemas no epicormicas bajo tierra		Por semillas	Semillas y rebrote
XXXIV Tipo trófico	Autótrofo estricto	Parásito	Saprófito	Hemiparásito del tallo		Hemiparasito raíz		Parásito de tallo	Parásito de raíz	Carnívoros
XXXV Tipo de fruto	Seco	Caroso								
XXXVI Tipo de rama	Solo Dolicoblasto		Solo braq.		Dolic.-braq.					
XXXVII Morfología de la parte aérea	Árboles	Arbustos		Mata leñosa	Mata herbácea		Planta herbácea	Liana	Epifito	Parásito

Apéndice III.- Principales caracteres ecomorfológicos de los serpentinófitos obligados, subserpentinófitos y preferentes junto con las plantas magnesícolas estudiadas en PB y en PA.

TAXON	Grado de afinidad por la serpentina	CARÁCTER														
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIIa	XIIb	XIIc
A. serpillifolium malacitanum	Obligado	Ch	Desprendimiento o de ramas basipeto	25-50	50-100	>90	Hemixila	Lisa	<2	2-5	Ausente	0.25-2.25 Nanofila	<0.1 Subletófila	<1	<1	Ninguno
A. colorata	Obligado	Ch	Caída periódica de hojas	10-25	10-25	>90	Hemixila	Suberisa	<2	No se desprende	Ausente	Sin hojas	0,25-2,25	Sin hojas	2-5	Ninguno
C. haenseleri	Obligado	H	Caída de la planta	<10	<10	10-25	Hemixila	Ninguna	-	No se desprende	Ausente	Sin hojas	2,25-12,25	Sin hojas	5-10	Ninguno
G. boissierianum	Preferente	Am	Desprendimiento o de ramas basipeto	25-50	<10	10-25	Hemixila	Fibrosa	<2	Después 1 año	Ausente	0.25-2.25 Nanofila	0.1-0.25 Leptófila	<1	<1	5-10
G. hirsuta lanuginosa	Subserpentinófito	Ch	Caída de ramas acrópeta	25-50	50-100	>90	Holóxila	Flecosa	<2	Después de 1 año	Tallos	Sin hojas	0,25-2,25 Nanofila	Sin hojas	<1	1-2
L. carratricense	Obligado	Ch	Desprendimiento o de rama basipeto	10-25	<10	10-25	Hemixila	Lisa	<2	No se desprende	Ausente	0,1-0,25	<0,1	<1	<1	Ninguno
S. baetica	Obligado	Ch	Desprendimiento o de rama basipeto	10-25	25-50	>90	Holóxila	Escamosa	<2	2-5	Ausente	0.25-2.25 Nanofila	0.25-2.25 Nanofila	1-2	1-2	Ninguno
B. acutifolium	Obligado	Ch	Desprendimiento o de ramas basipeto	50-100	10-25	25-50	Hemixila	Fibrosa	<2	2-5	Ausente	2,25-12,25 Nanomicrofila	0,25-2,25	5-10	2-5	20-50
S. betica	Obligado	Ch	Desprendimiento o de rama basipeto	25-50	25-50	50-75	Holóxila	Escamosa	<2	2-5	Ausente	0.25-2.25 Nanofila	0.25-2.25 Nanofila	1-2	1-2	Ninguno
T. reverchonii	Obligado	Ch	Desprendimiento o de rama basipeto	10-25	10-25	25-50	Holóxila	Escamosa	<2	2-5	Ausente	0.25-2.25 nanofila	0.1-0.25 leptofila	1-2	<1	Ninguno
D. obscura laciniata	Magnesícola	Ch	Desprendimiento o de ramas basipeto	50-100	25-50	75-90	Holóxila	Callosa	<2	No se desprende	Ausente	2,25-12,25 Nanomicrofila	2,25-12,25 nanomicrofila	5-10	2-5	Ninguno
H. atripicifolium	Magnesícola	Ch	Desprendimiento o de ramas basipeto	50-100	50-100	75-90	Holóxila	Flecosa	<2	2-5	Ausente	2.25-12.25 Nanomicrofila	2.25-12.25 nanomicrofila	2-5	2-5	Ninguno

CARÁCTER																		
XIIIa	XIIIb	XIIIc	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV	XXVI	XXVII	XXVIII	XXIX
3-5	1-2	Ninguno	Glauca y blanca	Principalmente horizontal	Ambas caras tomentosas	Malacófila	Ausente	∞	Principalmente vertical	25-50	10-25	Ninguna	Ninguna	Ninguna	2-5	<6	<6	Ninguna
Ninguno	3-5	Ninguno	Marrón o roja	Principalmente horizontal	No tomentosa	Malacófila	Ausente	∞	Principalmente vertical	10-25	<10	Ninguna	Ninguna	Ninguna	5-25	Ninguna	<6	Ninguna
Ninguno	10-20	Ninguno	Toda glauca	Principalmente vertical	Ambas caras tomentosas	Malacófila	Ausente	∞	Sólo vertical	10-25	<10	Ninguna	Ninguna	Ninguna	1-2	Ninguna	<6	Ninguna
5-10	2-3	1-2 mm	Verde y blanca	Principalmente horizontal	Ambas caras tomentosas	Malacófila	Ausente	≈ 1	Sólo raíz vertical	10-25	<10	Ninguna	Ninguna	Ninguna	2-5	<6	6-14	<1
Ninguno	1-2	1-2	Verde y glauca	Principalmente vertical	Tomentosa en el envés	Malacófila	Ausente	1 a 0	Sólo raíz vertical	10-25	<10	Ninguna	Ninguna	Ninguna	2-5	Ninguna	<6	1-2
<1	<1	Ninguno	Toda verde	Principalmente horizontal	Ambas caras tomentosas	Semi-esclerófila	Ausente	∞	Sólo raíz vertical	10-25	<10	Ninguna	Ninguna	Ninguna	2-5	<6	6-14	Ninguna
3-5	1-2	Ninguno	Verde y blanca	Principalmente horizontal	Ambas caras tomentosas	Malacófila	Ausente	∞	Sólo raíz vertical	10-25	<10	Ninguna	Ninguna	Ninguna	2-5	<6	<6	Ninguna
2-3	1-2	Ninguno	Toda glauca	Principalmente horizontal	No tomentosa	Malacófila	Ausente	∞	Sólo raíz vertical	25-50	<10	Lignotuber	Ninguna	Ninguna	2-5	<6	6-14	Ninguna
3-5	3-5	Ninguno	Verde y blanca	Principalmente horizontal	Ambas caras tomentosas	Malacófila	Ausente	∞	Sólo raíz vertical	10-25	<10	Ninguna	Ninguna	Ninguna	2-5	<6	<6	Ninguna
3-5	1-2	Ninguno	Verde y glauca	Principalmente horizontal	Ambas caras tomentosas	Malacófila	Ausente	∞	Vertical-horizontal	10-25	10-25	Lignotuber	Ninguna	Ninguna	2-5	<6	6-14	Ninguna
10-20	5-10	Ninguno	Toda verde	Hemisférica	No tomentosa	Malacófila	Ausente	∞	Hemisférica	10-25	10-25	Ninguna	Ninguna	Rizoma	2-5	<6	6-14	Ninguna
10-20	5-10	Ninguno	Toda glauca	Principalmente vertical	Ambas caras tomentosas	Malacófila	Ausente	∞	Sólo raíz vertical	10-25	<10	Ninguna	Ninguna	Ninguna	5-25	<6	6-14	Ninguna

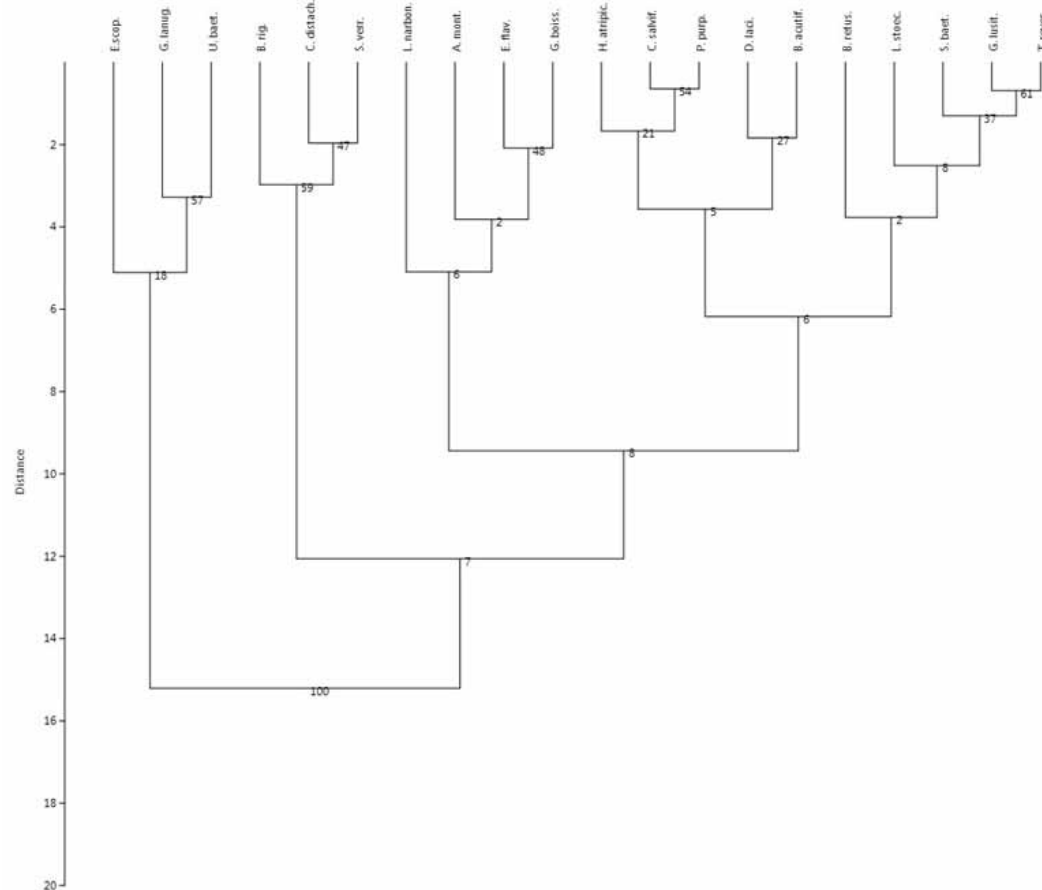
CARÁCTER								
XXIX	XXX	XXXI	XXXII	XXXIII	XXXIV	XXXV	XXXVI	XXXVII
Caida parcial en verano	Bi-estacional	Bi-estacional	Ausente	Muerte de la planta	Autótrofo estricto	Seco	Dol. y braq.	Mata herbácea
Caida parcial en verano	Primavera	Bi-estacional	Ausente	Muerte de la planta	Autótrofo estricto	Seco	Sólo braq.	Mata herbácea
Caida en verano	Primavera	Verano	Órganos subterráneos	Yemas no epicórmicas subterránea	Autótrofo estricto	Seco	Dol. y braq.	Mata herbácea
Caida parcial en verano	Primavera	Verano	Órganos subterráneos	Yemas no epicórmicas subterránea	Autótrofo estricto	Seco	Dol. y braq.	Mata herbácea
Caida total en verano	Primavera	Primavera	Ausente	Yemas no epicórmicas subterránea	Fijadora de Nitrógeno	Seco	Sólo braq.	Mata leñosa
Caida parcial en verano	Bi-estacional	Verano	Ninguna	Yemas no epicórmicas subterránea	Autótrofo estricto	Seco	Dol. y braq.	Mata herbácea
Caida parcial en verano	Verano	Verano	Ausente	Yemas no epicórmicas subterránea	Autótrofo estricto	Seco	Dol. y braq.	Mata leñosa
Caida parcial en verano	Bi-estacional	Verano	Ninguno	Yemas epicórmicas subterránea	Autótrofo estricto	Seco	Dol. y braq.	Mata herbácea
Caida parcial en verano	Bi-estacional	Verano	Ausente	Yemas no epicórmicas subterránea	Autótrofo estricto	Seco	Dol. y braq.	Mata leñosa
Caida parcial en verano	Bi-estacional	Verano	Órganos subterráneos	Yemas epicórmicas subterránea	Autótrofo estricto	Seco	Dol. y braq.	Mata leñosa
Caida parcial en verano	Primavera	Bi-estacional	Ninguno	Yemas no epicórmicas subterránea	Autótrofo estricto	Seco	Dol. y braq.	Mata leñosa
Caida parcial en verano	Bi-estacional	Bi-estacional	Ninguno	Por semillas	Autótrofo estricto	Seco	Dol. y braq.	Mata leñosa

Numeración utilizada para los caracteres ecomorfológicos

I Localización de yemas de renovación.	XIIIa Anchura de órganos fotosintéticos en mm-hojas grandes.	XXVI Duración de la vida de las planta.
II Caída periódica de órganos.	XIIIb Anchura de órganos fotosintéticos en mm-hojas pequeñas.	XXVII a Duración de la vida de las hojas en mes-hojas grandes.
III Altura de la planta.	XIII c Anchura de órganos fotosintéticos en mm-tallos.	XXVII b Duración de la vida de las hojas en meses-hojas pequeñas.
IV Diámetro de copa.	XIV Color de la hoja.	XXVIII Duración de la vida de tallos asimiladores en años.
V Densidad del dosel %.	XV Ángulo de la hoja.	XXIX Estacionalidad de órganos asimiladores.
VI Consistencia tallo.	XVI Tomentosidad de la hoja.	XXX Estación principal de crecimiento.
VII Consistencia de la corteza.	XVII Consistencia de la hoja.	XXXI Estación principal de floración.
VIII Espesor de la corteza en mm.	XVIII Resinas superficiales.	XXXII Multiplicación vegetativa.
IX Ritmo de caída de la corteza.	XIX Área hoja/ Tallos fotosintéticos ratio.	XXXIII Regeneración vegetativa tras el fuego.
X Espinescencia.	XX Morfología del sistema radical	XXXIV Tipos tróficos.
XI a Tamaño de la hoja en cm ² hojas grandes.	XXI Profundidad del sistema radical.	XXXV Tipo de fruto.
XI b Tamaño de la hoja en cm ² hojas pequeñas.	XXII Propagación del sistema radical.	XXXVI Tipo de rama.
XIIa Longitud de órganos fotosintéticos. en cm -hojas grandes.	XXIII Modificación de la raíz.	XXXVII Morfología de la parte aérea.
XIIb Longitud de órganos fotosintéticos en cm- hojas pequeñas.	XXIV Modificación de las raicillas.	
XIIc Longitud de órganos fotosintéticos en cm-tallos.	XXV Morfología de tallos subterráneos.	

Apéndice IV.- Tablas y dendrogramas de grupos funcionales (FG's).

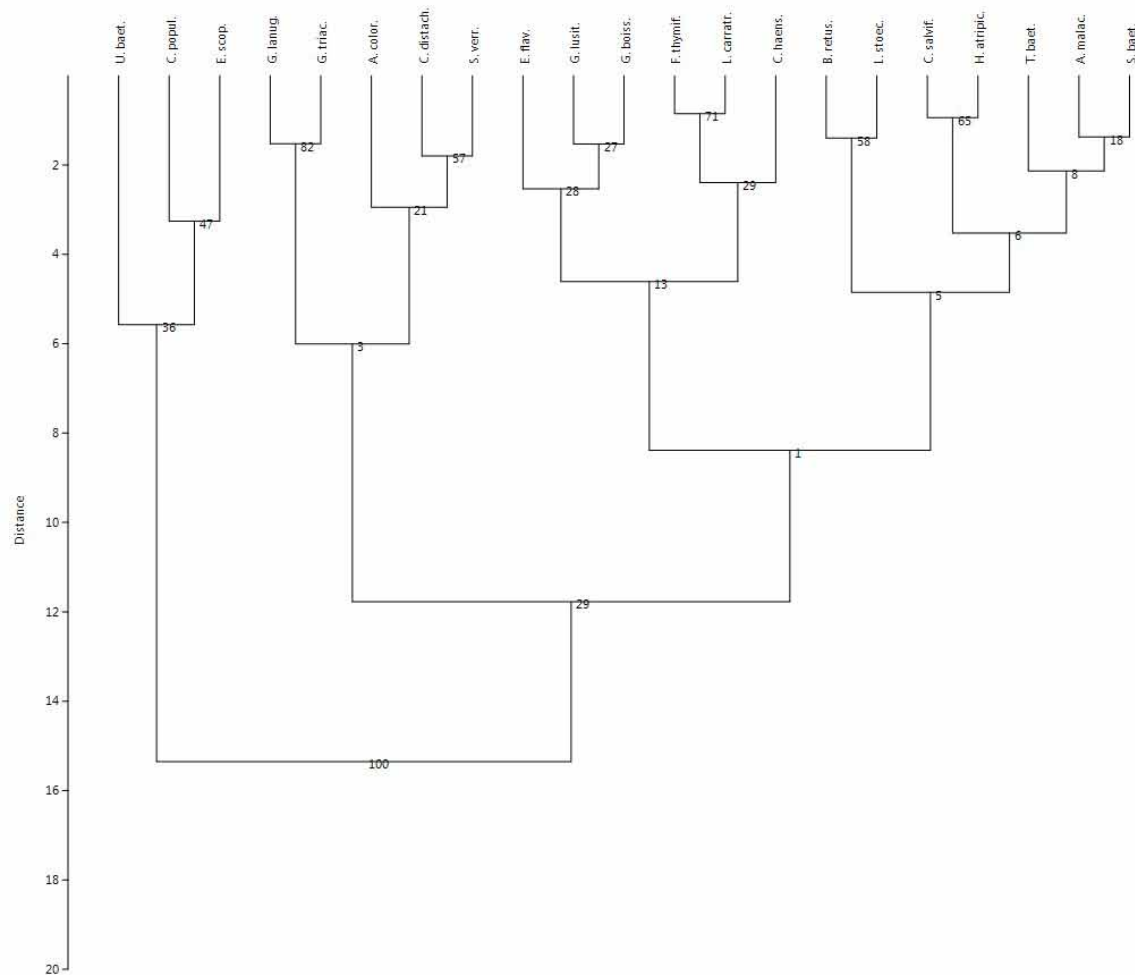
A.1. Dendrograma de grupos funcionales (FG's) de PB.



A.2. Tabla de grupos funcionales (FG`s) de PB.

Nombre científico/ Carácter funcional	Localización yemas renovación	Altura de la planta	Diámetro de copa	Densidad del dosel %	Espines cencia	Tamaño de la hoja en cm2 hojas grandes	Tamaño de la hoja en cm2 hojas pequeñas	Tomentosidad de la hoja	Area hoja/ Tallos fotosintéticos ratio	Profundidad del sistema radical	Grupos funcionales
	RB	H	CD	DC	S	LSD	LSB	T	PS	DR	
<i>E. scoparia</i>	Ph	1-2	50-100	>90	Ausente	<0.10	Sin hojas	Ambas caras tomentosas	∞	25-50	FG 1: Fanerófito, de gran talla y copa y con sólo dolicoblastos
<i>G. lanuginosa</i>	Ch	25-50	50-100	>90	Tallos	Sin hojas	0,25-2,25	Tomentosa en el envés	1 a 0	10-25	
<i>U. baeticus</i>	Ph	1-2 m	50-100	>90	Tallos	Sin hojas	Sin hojas	Ninguna	0	50-100	FG 2: Ph o Ch con espinas y tallos fotosintéticos
<i>B. rigidum</i>	H	25-50	10-25	10-25	Ausente	Sin hojas	2,25-12,25	No tomentosa	∞	10-25	
<i>C. distachya</i>	Cr	<10	10-25	75-90	Ausente	Sin hojas	2,25-12,25	No tomentosa	∞	<10	FG 3: Ch, Cr, o H herbáceos, que presentan sólo hojas en braquiblastos
<i>S. verrucosa</i>	Ch	10-25	10-25	75-90	Ausente	Sin hojas	2,25-12,25	Tomentosa en el envés	∞	10-25	
<i>E. flavicoma</i>	Am	25-50	10-25	10-25	Ausente	0,25-2,25	0,1-0,25	No tomentosa	∞	10-25	FG 4: Anfitos con dolicoblastos y braquiblastos.
<i>G. boissierianum</i>	Am	25-50	<10	10-25	Ausente	0,25-2,25	0,1-0,25	Ambas caras tomentosas	≈ 1	10-25	
<i>L. narbonense</i>	Ch	50-100	<10	<10	Ausente	0,25-2,25	Sin hojas	Ambas caras tomentosas	≈ 1	<10	FG 5: Ch herbáceos sólo con dos tipos de ramas o uno y con una densidad de copa muy baja
<i>A. montana</i>	Ch	25-50	<10	<10	Ausente	0,25-2,25	0,1-0,25	Ambas caras tomentosas	∞	25-50	
<i>B. retusum</i>	Ch	10-25	50-100	>90	Ausente	0,25-2,25	0,1-0,25	Ambas caras tomentosas	∞	<10	FG 6: Ch de menor H, tomentosas y con tamaño de hoja de dolicoblasto y de braquiblasto reducido. Subgrupo de Ch graminoides (Brachypodium retusum).
<i>G. lusitanica</i>	Ch	25-50	10-25	25-50	Ausente	0,25-2,25	0,1-0,25	Ambas caras tomentosas	∞	10-25	
<i>L. stoechas</i>	Ch	50-100	50-100	25-50	Ausente	0,25-2,5	<0.10	Ambas caras tomentosas	∞	<10	
<i>S. betica</i>	Ch	25-50	25-50	50-75	Ausente	0,25-2,25	0,25-2,25	Ambas caras tomentosas	∞	10-25	
<i>T. reverchonii</i>	Ch	10-25	10-25	25-50	Ausente	0,25-2,25	0,1-0,25	Ambas caras tomentosas	∞	10-25	
<i>H. atriplicifolium</i>	Ch	50-100	50-100	75-90	Ausente	2,25-12,25	2,25-12,25	Ambas caras tomentosas	∞	10-25	FG 7: Ch de elevado H, DC y mayor LSD y LSB y tomentosas.
<i>C. salvifolius</i>	Ch	50-100	10-25	50-75	Ausente	2,25-12,25	2,25-12,25	Ambas caras tomentosas	∞	10-25	
<i>P. purpurea</i>	Ch	50-100	25-50	50-75	Ausente	2,25-12,25	2,25-12,25	Ambas caras tomentosas	∞	10-25	
<i>B. acutifolium</i>	Ch	50-100	10-25	25-50	Ausente	2,25-12,25	0,25-2,25	No tomentosa	∞	25-50	FG 8: Ch de elevado H, menor DC, menor LSB, y no tomentosas.
<i>D. laciniata</i>	Ch	50-100	25-50	75-90	Ausente	2,25-12,25	2,25-12,25	No tomentosa	∞	10-25	

B.1. Dendrograma de grupos funcionales (FG's) de PA.



B.2. Tabla de grupos funcionales (FG's) de PA.

Nombre científico/ Carácter funcional	la Localización de yemas de renovación	III Altura de la planta	IV Diámetro copa	V Densidad del dosel %	X Espinescencia	XIa Tamaño de la hoja en cm2 hojas grandes	XIb Tamaño de la hoja en cm2 hojas pequeñas	XVI Tomentosidad de la hoja	XX Área hoja/ Tallos fotosintéticos ratio	XXII Profundidad del sistema radical	Grupos funcionales
	RB	H	CD	DC	S	LSB	LSB	T	PS	DR	
<i>U. baeticus</i>	Ph	50-100	50-100	75-90	Tallos	Sin hojas	Sin hojas	Ninguna	0	50-100	FG 1: Ph sin hojas y con S y PS.
<i>C. popullifolius</i>	Ph	50-100	50-100	>90	Ausente	12.25-20.25	2.25-12.25	No tomentosa	Infinito	25-50	FG 2: Ph de gran tamaño, copa y dosel. Hojas en braquiblastos o dolicoblastos de tamaños diferentes, tomentosas o no.
<i>E. scoparia</i>	Ph	1-2	50-100	>90	Ausente	<0.10	Sin hojas	Ambas caras Tomentosa en el envés.	Infinito	25-50	
<i>G. lanuginosa</i>	Ch	25-50	50-100	>90	Tallos	Sin hojas	0.25-2.25	Tomentosa en el envés.	1 a 0	10-25	FG 3: Ch espinosos y con tallo fotosintético. Presencia de hojas, aunque de reducido tamaño. Elevada densidad de dosel.
<i>G. triacanthos</i>	Ch	25-50	25-50	>90	Tallos	<0,1	<0,1	No tomentosa	1 a 0	10-25	
<i>C. distachya</i>	Cr	<10	10-25	75-90	Ausente	Sin hojas	2.25-12.25	No tomentosa	Infinito	<10	FG 4: Ch o Cr de pequeño tamaño y diámetro de copa pero con elevada densidad de dosel. Presencia de hojas únicamente en ramas de braquiblastos no tomentosas o con bajo grado de tomentosidad.
<i>A. colorata</i>	Ch	10-25	10-25	>90	Ausente	Sin hojas	0.25-2.25	No tomentosa	Infinito	10-25	
<i>S. verrucosa</i>	Ch	10-25	10-25	75-90	Ausente	Sin hojas	2.25-12.25	Tomentosa en el envés	Infinito	10-25	
<i>G. lusitanica</i>	Ch	10-25	10-25	<10	Ausente	0.25-2.25	0.1-0.25	Ambas caras	Infinito	10-25	
<i>G. hoissteranum</i>	Am	25-50	<10	10-25	Ausente	0.25-2.25	0.1-0.25	Ambas caras	≈ 1	10-25	FG 5: H, Ch, amfilitos de pequeño tamaño, diámetro de copa y densidad de dosel. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos (C. haenseleri hojas solo en braquiblastos), aunque ambas de muy reducido tamaño, tomentosas o no.
<i>E. flavicoma</i>	Am	25-50	10-25	10-25	Ausente	0.25-2.25	0.1-0.25	No tomentosa	Infinito	10-25	
<i>C. haenseleri</i>	H	<10	<10	10-25	Ausente	Sin hojas	2.25-12.25	Ambas caras	Infinito	10-25	
<i>F. thymifolia</i>	Ch	<10	<10	25-50	Ausente	<0,1	<0,1	Ambas caras	Infinito	10-25	
<i>L. carratracense</i>	Ch	10-25	<10	10-25	Ausente	0.1-0.25	<0,1	Ambas caras	Infinito	10-25	FG 6: Ch de hojas muy pequeñas y tomentosas pero de gran densidad de dosel y de copa. Poca profundidad de raíz.
<i>B. retusum</i>	Ch	10-25	50-100	>90	Ausente	0.25-2.25	0.1-0.25	Ambas caras	Infinito	<10	
<i>L. stoechas</i>	Ch	50-100	50-100	75-90	Ausente	0.25-2.5	<0.10	Ambas caras	Infinito	<10	FG 7: Ch de hojas de mayor tamaño, y de mayor tamaño, diámetro de copa y densidad de dosel. Hojas en braquiblastos y dolicoblastos, todas tomentosas. A su vez, subgrupo de caméfitos grandes de hoja pequeña.
<i>A. malacitanum</i>	Ch	25-50	50-100	>90	Ausente	0.25-2.25	<0.1	Ambas caras	Infinito	10-25	
<i>S. baetica</i>	Ch	10-25	25-50	>90	Ausente	0.25-2.25	0.25-2.25	Ambas caras	Infinito	10-25	
<i>T. baeticus</i>	Ch	<10	25-50	>90	Ausente	<0,1	<0,1	Ambas caras	Infinito	10-25	
<i>C. salviifolius</i>	Ch	25-50	25-50	25-50	Ausente	2.25-12.25	2.25-12	Ambas caras	Infinito	10-25	
<i>H. atriplicifolium</i>	Ch	50-100	50-100	75-90	Ausente	2.25-12.25	0.25-2.25	Ambas caras	Infinito	10-25	

Capítulo 2

Tipos funcionales de la flora serpentínicola Sur-Ibérica. Regeneración post-fuego

1. Regeneración post fuego: un carácter funcional muy importante en el ecosistema Mediterráneo

Para entender el ecosistema Mediterráneo, hasta ahora hemos empleado la herramienta de los tipos funcionales junto con el estudio de factores ambientales como el clima (capítulo 5) y la edafología (capítulo “Área y taxones de estudio”). Pero para entender mejor este ecosistema, se ha de incluir también el estudio del efecto del fuego, por la **recurrencia de los incendios** en este ecosistema de tipo **Mediterráneo** y cómo las plantas pueden responder ante esta perturbación (Lloret, 2004; Cabezudo et al., 1995; Pausas & Bradstock, 2007; Ojeda, 2004). Esta respuesta consiste en la regeneración vegetativa de la planta después del fuego, si ésta posee dicha capacidad, o por el contrario, el individuo puede resultar eliminado (Orshan, 1986). Además de estas estrategias, otros autores (Pausas et al., 2004) añaden otra forma de supervivencia que consiste en la germinación de las semillas existente en el banco de semillas activada por el fuego, lo que no permitiría la supervivencia a nivel de individuo pero sí a nivel de población.

Específicamente, las estrategias de supervivencia propuestas por Orshan (1986) y Pausas & Bradstock (2007) son:

1. **Rebote de la planta a partir de yemas epicórmicas bajo el suelo.** El rebrote se produce a partir de yemas epicórmicas, las cuales están latentes en la base de los tallos (FAO, 1981), por ejemplo en el lignotúber, que es un engrosamiento en la base del tallo con capacidad de almacenamiento de nutrientes necesarios para desarrollar los nuevos brotes (Lloret, 2004).

2. Rebrote de la planta a partir de yemas epicórmicas sobre el suelo.

El rebrote procede de yemas que están latentes en tallos y ramas (FAO, 1981).

3. Rebrote de la planta mediante yemas no epicórmicas aéreas. Las yemas están en partes aéreas de las plantas, por ejemplo en hojas que no son hojas verdaderas. Un caso serían los filoclados.

4. Rebrote de las plantas mediante yemas no epicórmicas bajo el suelo. El rebrote es a partir de yemas que pueden estar en raíces, rizomas, bulbos, tubérculos, etc.

5. Regeneración de la población mediante la germinación de semillas. Muchas plantas mediterráneas pueden tener un banco de semillas que resiste al fuego y por tanto se produce una nueva generación de plántulas después del mismo.

Según Pausas & Bradstock (2007), las plantas pueden ser **sólo rebrotadoras, sólo germinadoras**, tener la capacidad de ser **rebrotadoras y germinadoras a la vez**, o **ninguna** de las dos. En la cuenca Mediterránea (Keely, 1986), los arbustos y árboles esclerófilos suelen ser rebrotadores y apenas se han detectado casos de arbustos germinadores; las matas pueden ser germinadoras y rebrotadoras; las hierbas perennes sólo tienen la capacidad del rebrote. En otras regiones Mediterráneas, como California, Sudáfrica o Australia, es más habitual la presencia de rebrote junto con la germinación en arbustos y matas (Keely, 1986). Los porcentajes de plantas sin ningún tipo de capacidad de respuesta en estos ecosistemas suelen ser bajos (Cabezudo et al., 1995) y hay que tener en cuenta tanto las dificultades de supervivencia de plántulas asociadas a la germinación (Cabezudo et al., 1995), como la disponibilidad de agua y/o nutrientes en el suelo como un factor determinante del rebrote (López Soria & Castell 1992; Riba, 1997; Cruz et al., 2002).

La mayor parte de los estudios hasta el momento, se centran en comunidades arbóreas o de arbustos mediterráneos (Paula et al., 2009; Cabezudo et al., 1995; Pausas et al., 2004; Pausas & Bradstock, 2007; Souto & Monteiro, 1987; Lloret et al., 1999) y hay muy pocos estudios sobre regeneración de especies en ecosistemas serpentínicos o sobre ecosistemas de tipo matorral (Paula et al., 2009). Por ejemplo, Safford & Harrison (2004), estudiaron los efectos del fuego en ecosistemas serpentínicos frente a

ecosistemas no serpentínicos en California, con objeto de detectar diferencias en la diversidad de plantas producidas por el fuego, y vieron que el efecto del fuego en comunidades menos productivas como las serpentin, puede ser menos agresivo (debido a que el fuego puede ser menos severo), aunque dicho efecto puede ser más duradero en el tiempo que en comunidades más productivas. Además, la germinación post-fuego resulta estar menos extendida en ecosistemas serpentínicos frente a otros ecosistemas debido a la baja intensidad del fuego en las serpentin. Hasta el momento, no se ha estudiado la capacidad de regeneración del matorral serpentínico de la Cuenca Mediterránea, y, por ello, el objetivo que se pretende con este apartado es conocer la respuesta de dicho matorral ante el fuego para contribuir con ello al manejo y gestión de tan valioso ecosistema.

2. Material y Métodos

Con objeto de conocer las posibles estrategias de regeneración de las especies serpentínófitas, el 5 de octubre de 2012 comenzaron las prospecciones de campo en Sierra Alpujata, una zona que fue afectada por un incendio en agosto de ese mismo año (fotos 1 y 2). Los siguientes muestreos se llevaron a cabo en los meses de noviembre de ese mismo año, julio de 2013, y febrero de 2014, con objeto de dejar tiempo suficiente entre los muestreos para que la vegetación desarrollase sus posibles respuestas.

Concretamente, la zona estudiada ha sido el Cerro Castillejos (Sierra Alpujata, Ojén, Málaga), con Coordenadas UTM (datum ETRS 89): 30S 341485 / 4051008, entre 450 m. y 850 m. de altitud, y litología serpentínica (IGME, 1978: hoja de Coín). Su vegetación y composición florística, ha sido estudiada por Pérez Latorre et al. (2013), resultando en un matorral-jaguarzal serpentínico de *Digitalis laciniatae-Halimietum atriplicifolii* Rivas Goday & Rivas Martínez 1969 nom. invers. propos, similar al de PB.

La metodología seguida ha consistido en estudiar varios individuos de la misma especie y ver si presentaban signos de rebrote o si se trataba de nuevas plántulas (germinación). Para estudiar con detalle el órgano del cuál provenía el rebrote, los individuos eran extraídos del suelo con la ayuda de una azadilla.



Foto 1. Sierra Alpujata. Octubre de 2012.



Foto 2. Cerro Castillejos. Octubre de 2012.

3. Resultados y discusión

La siguiente tabla (tabla 1), resume el comportamiento de los taxones estudiados en Sierra Alpujata frente al fuego. Además, el Apéndice I ilustra algunos ejemplos de estructuras de rebrote en las plantas estudiadas.

Tabla 1. Plantas estudiadas en la zona incendiada de Sierra Alpujata y sus estrategias de respuesta tras el incendio.

Taxones/ Parcelas de estudio	Bermeja		Alpujata			
	PB	PA	Estrategia post fuego			
			Rebrote	Semillas	Ninguna	Sin datos
<i>Alyssum serpyllifolium malacitanum</i>		x				x
<i>Arenaria montana intricata</i>	x					x
<i>Armeria colorata</i>		x				x
<i>Brachypodium retusum retusum</i>	x	x	YNES			
<i>Bupleurum acutifolium</i>	x		YES			
<i>Bupleurum rigidum rigidum</i>	x					x
<i>Carex distachya</i>	x	x	YNES			
<i>Centaurea haenseleri</i>		x				x
<i>Cephalaria baetica</i>		x	YNES			
<i>Cistus populifolius major</i>		x		x		
<i>Cistus salvifolius</i>	x	x		x		
<i>Digitalis obscura laciniata</i>	x					x
<i>Erica scoparia scoparia</i>	x	x	YES			
<i>Euphorbia flavicoma flavicoma</i>	x	x	YNES			
<i>Fumana thymifolia</i>		x		x		
<i>Galium boissierianum</i>	x	x	YNES	*		
<i>Genista hirsuta lanuginosa</i>	x	x	YNES			
<i>Genista triacanthos</i>		x				x
<i>Glandora prostrata lusitanica</i>	x	x	YNES			
<i>Halimium atriplicifolium atriplicifolium</i>	x	x		x		
<i>Lavandula stoechas</i>	x	x		x		
<i>Linum narbonense</i>	x*					x
<i>Linum carratricense</i>		x	YNES	x		
<i>Phlomis purpurea</i>	x		YNES			
<i>Sanguisorba verrucosa</i>	x	x	YNES	*		
<i>Stachys baetica</i>	x	x	YNES			
<i>Teucrium reverchonii</i>	x		YES			
<i>Thymus baeticus</i>		x				x
<i>Ulex baeticus baeticus</i>	x	x	YES			
<i>Elaeagnus asclepium millefolium</i>			YES			
<i>Klasea baetica</i>			YNES			
Total de especies estudiadas	31		17	6	0	9
%			54,84	19,35	0	29,03

Nota: abreviatura utilizada para las estrategias de rebrote: YNES: yemas no epicórmicas subterráneas. YES: yemas epicórmicas subterráneas.* Se necesitan más estudios para confirmar la presencia de esta estrategia.

La tasa de rebrote mediante órganos subterráneos de la comunidad vegetal estudiada es del 55 % y la de germinación es del 19 %. De entre el 55 % que experimentó rebrote, un 38 % lo hizo mediante yemas no epicórmicas subterráneas y un 16 % mediante yemas epicórmicas subterráneas. 9 taxones no han sido observados en las parcelas de Sierra Alpujata después del incendio y por ello han sido clasificados bajo la categoría de “sin datos”. Entre éstos, *Alyssum serpyllifolium* subsp. *malacitanum*, *Armeria colorata*, *Arenaria montana* subsp. *intincata*, *Linum narbonense* y *Thymus baeticus*, podrían no tener estrategias de rebrote después del fuego tomando como base las siguientes asunciones: (1) se tenía detectada su presencia en la zona incendiada y después del incendio no se ha detectado; (2) el estudio ecomorfológico de su sistema radical puso de manifiesto que no disponen órganos que puedan otorgar la capacidad de rebrote. Por tanto, aproximadamente un 16 % de las plantas estudiadas en este ecosistema serpentínico podría desaparecer tras un incendio. El resto de especies “sin datos” (12 % aprox.), en base a la presencia de órganos que pueden otorgarle la capacidad de rebrote, se dedujo que podrían rebrotar después de un fuego, aunque se necesitarían más estudios.

Los resultados de este trabajo indican que una gran parte de las plantas (74% aproximadamente) que viven en ecosistemas Mediterráneos serpentínicos del Sur de la Península tienen estrategias de persistencia ante el fuego, predominando las especies rebrotadoras frente a las germinadoras como indicó Keeley (1986). Las especies que son exclusivamente rebrotadoras presentan ventajas frente a las germinadoras ya que el rebrote permite que las plantas sean más longevas y renueven constantemente su dosel. Por otro lado, las germinadoras presentan el inconveniente de la baja probabilidad de establecimiento de las plántulas (Keeley, 1986).

Nuestros resultados son coincidentes con los llevados a cabo por Cabezudo et al. (1995) en un alcornocal Mediterráneo, y con los llevados a cabo por Ojeda et al. (1996) en un brezal Mediterráneo de mayor parecido fisionómico. Por el contrario, el jaral mediterráneo no mostró plantas con estrategias de rebrote después del fuego (Pérez

Latorre & Cabezudo, 2002). Además, se obtiene una diferencia con Cabezudo et al. (1995), y es que el rebrote se produce principalmente de yemas no epicórmicas subterráneas en lugar de yemas epicórmicas como ocurre en el alcornoque. Este hecho podría explicarse porque dicho rebrote predomina cuando hay una gran cantidad de plantas con lignotúber y éste suele ser abundante en arbustos más que en matas (Lloret, 2004).

Estudios realizados en bosques Mediterráneos (Lloret, 2004) indican que, en dicho ecosistema, las plantas no suelen tener la capacidad de ser rebrotadoras y germinadoras a la vez. En nuestro estudio, observamos plántulas de *Sanguisorba verrucosa* y de *Galium boissieranum*, que podrían estar indicando la existencia de esta dualidad en la estrategia de resistencia ante el fuego. Para confirmarlo se necesitaría estudiar con mayor profundidad la estrategia de germinación.

Es importante señalar que la elevada presencia de la gramínea estolonífera *Brachypodium retusum* subsp. *retusum* en las parcelas PB y PA (mayor presencia en PB), apuntada en el capítulo “Área y taxones de estudio: Apéndice I. C y Apéndice V”, podría explicarse por la capacidad de regeneración tan rápida de este taxón, especialmente en ambientes con baja disponibilidad hídrica (Caturla et al., 2000), gracias a su capacidad de almacenamiento de recursos en su sistema radical. Probablemente, la respuesta que le ha permitido colonizar parte de dicho territorio haya sido una respuesta ante un incendio. También hay que señalar la reducida edad de los individuos muestreados en PB y en PA (entre 5-25 años), y más especialmente los de PB (entre 2-5 años). Este hecho también podría estar indicando que la zona de PB ha podido ser afectada por el fuego no hace mucho tiempo.

Al no haberse observado taxones alóctonos en las zonas incendiadas estudiadas, podemos decir que nuestros resultados concuerdan con la idea apuntada por Safford & Harrison (2004) de que la capacidad de invasión por parte de plantas exóticas en ecosistemas serpentínicos incendiados es menor frente a otro tipo de ecosistemas, debido a que ecosistemas menos productivos son menos susceptibles de ser invadidos (Grime, 1979; Huston, 1994; Burke & Grime, 1996).

A pesar de que se ha visto que la mayoría de las plantas estudiadas podrían responder ante una perturbación tan drástica como es un incendio, estas respuestas podrían estar condicionadas por la disponibilidad hídrica del suelo en el momento de la

respuesta (López Soria & Castell, 1992; Riba, 1997; Cruz et al., 2002), el tamaño de la planta (Lloret & López-Soria, 1993), la recurrencia o severidad del incendio (Safford & Harrison 2004; Pausas et al., 2004), o la existencia de otras perturbaciones como el pastoreo (Cabezudo et al., 1995) y el manejo de la zona tras el incendio (Castro et al., 2013). Por todo ello, nuestros resultados pueden tener implicaciones muy importantes para la ecología del fuego y el manejo de los ecosistemas serpentínicos mediterráneos.

4. Bibliografía

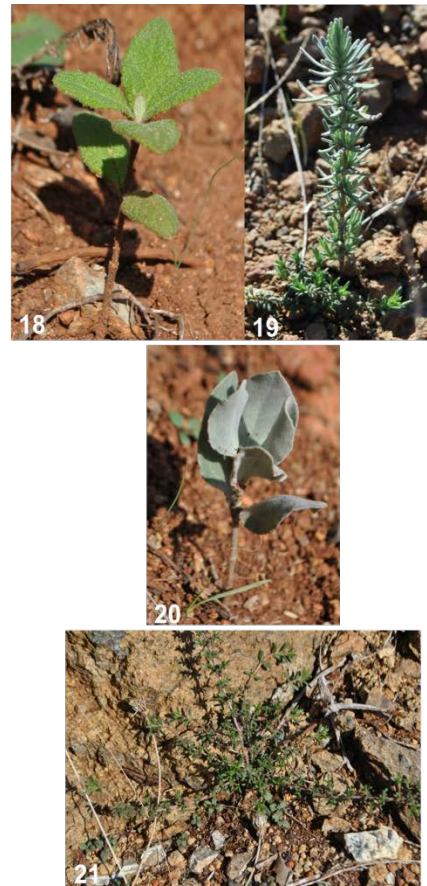
- Burke, M. J. W., & Grime, J. P. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776-790.
- Cabezudo, B., Pérez Latorre, A. V. & Nieto, J. M. 1995. Regeneración de un alcornocal incendiado en el Sur de España (Istán, Málaga). *Acta Bot. Malacitana* 20: 143-151.
- Castro, J., Leverkus, A. B., Marañón-Jiménez, S., Serrano Ortiz, P., Sánchez-Cañete, E. P., Reverter, B. R., Guzmán-Álvarez, J. R. & Kowalski, A. S. 2013. Efecto del manejo de la madera quemada sobre la restauración y regeneración post-incendio: implicaciones para la gestión y para el conjunto del ecosistema. En: *Actas del 6º Congreso Forestal Español, Sociedad Española de Ciencias Forestales*. 6CFE 01-242.
- Caturla, R. N., Raventós, J., Guàrdia, R. & Vallejo, R. 2000. Early post-fire regeneration dynamics of *Brachypodium retusum* Pers. (Beauv.). *Acta Oecologica* 21: 1-12.
- Cruz, A., Pérez, B., Quintana, J. R. & Moreno, J. M. 2002. Resprouting in the Mediterranean-type shrub *Erica australis* affected by soil resource availability. *J. Veg. Sc.* 13: 641-650.
- FAO. 1981. El eucalipto en la repoblación forestal. FAO: Estudios de silvicultura y productos forestales: 11. Roma. 790 pp.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, J. & Sons, London, UK. pp. 704-706.
- Huston, M. A. 1994. Biological diversity. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp 261.
- IGME. 1978. Piles Mateo, E., Estévez González, C. & Barba Martín A. 1978. Coín (Hoja 1066). *Magna* 50. 2ª Serie. IGME.

- Keeley, J. E. 1986. Resilience of Mediterranean shrub communities to fire. In: Dell, B. et al. (Eds.). Resilience in Mediterranean-type Ecosystems. Dr. W. Junk. pp. 95-112.
- Lloret, F. 2004. Régimen de incendios y regeneración. In: Valladares, F. (Ed.) Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A. Madrid. pp. 101-126.
- Lloret, F., Verdú, M., Flores-Hernández, N. & Valiente-Banuet, A. 1999. Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems: insights from an external biogeographical region, the Mexican shrubland. Am. J. Bot. 86: 1655-1661.
- López-Soria, L. & Castell, C. 1992. Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species. Oecologia 91: 493-499.
- Lloret, F. & López-Soria, L. 1993. Resprouting of *Erica multiflora* after experimental fire treatments. J. Veg. Sci. 4: 367-374.
- Ojeda, F., Marañón, T. & Arroyo, J. 1996. Postfire Regeneration of a Mediterranean Heathland in southern Spain. Int. J. Wildland Fire 6 (4): 191-198.
- Ojeda, F. 2004. Respuesta de las plantas al fuego. In: Herrera, C. M. (Coord.). El monte mediterráneo en Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla. pp 153-159.
- Orshan, G. 1986. Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. Ann. Bot. 54: 7-37.
- Paula, S. et al. 2009. Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. Ecology 90: 1420.
- Pausas, J. G., Bradstock R. A., Keith, D. A., Keeley, J. E. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. Ecology 85: 1085-1100.
- Pausas, J. G. & Bradstock, R. A. 2007. Fire persistence traits of plants along a productivity and disturbance gradient in Mediterranean shrublands of SE Australia. Global Ecol. Biogeogr. 16: 330-340.
- Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo, B. 2002. Use of monocharacteristic growth forms and phenological phases to describe and differentiate plant communities in Mediterranean-type ecosystems. Plant Ecol. 161: 231-249.
- Pérez Latorre, A. V., Hidalgo Triana, N., Casimiro-Soriguer, F. & Cabezudo, B. 2013. Flora y vegetación serpentinícola Ibérica: Sierras de Alpulata y La Robla (Málaga, España). Lagasalia 33: 43-74.

- Riba, M. 1997. Effects of cutting recurrence and rainfall pattern on resprouting vigour and growth of *Erica arborea* L. J. Veg. Sci. 8: 401-404.
- Safford, H. & Harrison, S. 2004. Fire effects on plant diversity in serpentine versus sandstone chaparral. Ecology 85: 539-548.
- Souto, C. & Monteiro, A. 1987. Ecological fire influences on *Q. suber* forest ecosystems. Ecol. Mediterr. 13 (4): 69-77.

Apéndice I.- Estructuras de regeneración post-fuego de algunas de las plantas estudiadas.





Rebrotadoras

- 1 *Ulex baeticus baeticus*
- 2 *Cephalaria baetica*
- 3 *Genista hirsuta lanuginosa*
- 4 *Elaeagnus oleoides*
- 5 *Carex distachya*
- 6 *Teucrium reverchonii*
- 7 *Phlomis purpurea*
- 8 *Galium boissieranum*
- 9 *Stachys baetica*
- 10 *Euphorbia flavicoma flavicoma*
- 11 *Linum catharticum*
- 12 *Erica scoparia scoparia*
- 13 *Glandora prostrata lusitanica*
- 14 *Bupleurum acutifolium*
- 15 *Klasea baetica*
- 16 *Brachypodium retusum*
- 17 *Sanguisorba verrucosa*

Germinadoras

- 18 *Cistus salviifolius*
- 19 *Lavandula stoechas*
- 20 *Halimium atripicifolium atripicifolium*
- 21 *Fumana thymifolia*

Capítulo 2

Tipos funcionales de la flora serpentinícola Sur-Ibérica. Serpentinomorfosis

1. Serpentinomorfosis y su posible aplicación a la taxonomía

De entre el espectro florístico de las parcelas, hemos hallado con rasgos más evidentes de **serpentinomorfosis** (Pichi-Sermolli, 1948; Kruckerberg, 1984; Mota et al., 1993) a ***Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa***. Para ello, se diseñó un estudio que incluyese el seguimiento fenomorfológico y ecomorfológico de una población de dicho taxón en una localidad fuera de la litología serpentina junto con el correspondiente estudio de las poblaciones serpentinícolas de este estudio (en PB y PA). Se escogió una población sobre **gneises granitoides** en la base de la sierra,

Genista hirsuta subsp. *lanuginosa* fue descrita por Spach (1844) a partir de un pliego *typus* recolectado por Boissier sobre litología no serpentina (TYPE E00279961) (GBIF).



El síndrome de la serpentinomorfosis consiste en una variación morfológica respecto a los tipos de su misma especie fuera de peridotitas (estenofilia, glabrescencia, glaucescencia, macrorrizia, hábito postrado y nanismo; Pichi-Sermolli, 1948).

El estudio fenomorfológico y ecomorfológico nos ha permitido detectar que las poblaciones sobre peridotitas presentan caracteres morfológicos diferenciales frente a las poblaciones no serpentinícolas además de los ya señalados por Talavera en Castroviejo et al. (1999), los cuáles eran: 1) el biotipo pulviniforme (síndrome de hábito postrado) de la especie serpentinícola frente a la especie fuera de serpentin donde adopta la morfología de caméfito de elevado desarrollo; 2) espinas o ramas axilares simples o trifidas en las plantas serpentinícolas mientras que en las otras son pinnadas; y 3) inflorescencias muy cortas y paucifloras en las plantas serpentinícolas mientras en las otras son en espiga y con un mayor número de flores.

El estudio llevado a cabo en la presente memoria de doctorado, ha permitido **añadir nuevas diferencias morfológicas-funcionales** a las ya señaladas anteriormente, las cuáles quedan todas resumidas en la tabla 1: 1) un menor tamaño de las plantas de la población serpentinícola que podría corresponderse con el síndrome de nanismo; 2) el biotipo y el tipo biológico, que al ser más pequeño en las plantas serpentinícolas implica que éstas sólo tengan ramas cortas (braquiblastos). Sin embargo, las plantas fuera de serpentinan muestran tanto ramas largas (dolicoblastos) como ramas cortas (braquiblastos); 3) una menor cantidad de hojas (en el momento de la floración) en las plantas de las poblaciones serpentinícolas con respecto a las otras; 4) menor distancia entre espinas en las plantas serpentinícolas; y 5) mayor pilosidad general en las plantas de la población serpentinícola, lo que no contrastaría con el síndrome generalizado de la glabrescencia (Pichi Sermolli, 1948) en las plantas sobre serpentinan.

Además, se han detectado diferencias en cuanto a las **estrategias fenológicas o patrones fenológicos**, las cuáles se encuentran detalladas en el apartado anterior de este mismo capítulo: “Fenomorfología”: 1) las fenofases reproductivas en las plantas de poblaciones sobre gneis duran más tiempo (2 meses) que en las plantas sobre serpentinan (1 mes) (ver Apéndice II: A y B del capítulo “Fenomorfología”); 2) en cuanto al APS, y a PPT no hay diferencias notorias; 3) en cuanto al índice PSI (grado de superposición de fenofases reproductivas y vegetativas) se han detectado importantes diferencias ya que las plantas sobre serpentinan mostraron la estrategia de secuenciación de fenofases ($PSI = 0.65$) y las plantas sobre gneises mostraron la estrategia del solapamiento ($PSI = 0.45$), probablemente debido a que las fenofases de éstas últimas duran más en el tiempo de forma que coinciden y hay solapamiento.

Tabla 1. Caracteres morfológicos diferenciadores de *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* sobre gneises y sobre peridotitas, posibles indicadores de serpentinomorfosis.

Caracteres / Taxones	<i>Genista hirsuta</i> subsp. <i>lanuginosa</i> sobre gneises	<i>Genista hirsuta</i> subsp. <i>lanuginosa</i> sobre peridotitas
		
Biotipo arquitectural	Ch. fruticoso (mayor desarrollo)	Ch. pulviniforme (almohadillada)
Presencia de hojas en el momento de la floración	Elevada	Baja
Forma de la inflorescencia, nº flores	Espiga, mayor número de flores	Glómérulo (corta o pauciflora), menor número de flores
Espinas o ramas axilares	Pinnadas	Simplees o trifidas
Distancia entre espinas (cm)	1-1.5	0.8-0.9
Presencia de pelos	Baja	Elevada
Tipos de ramas	Dolicoblastos y braquiblastos	Sólo braquiblastos

Nota: Ch: Caméfito.

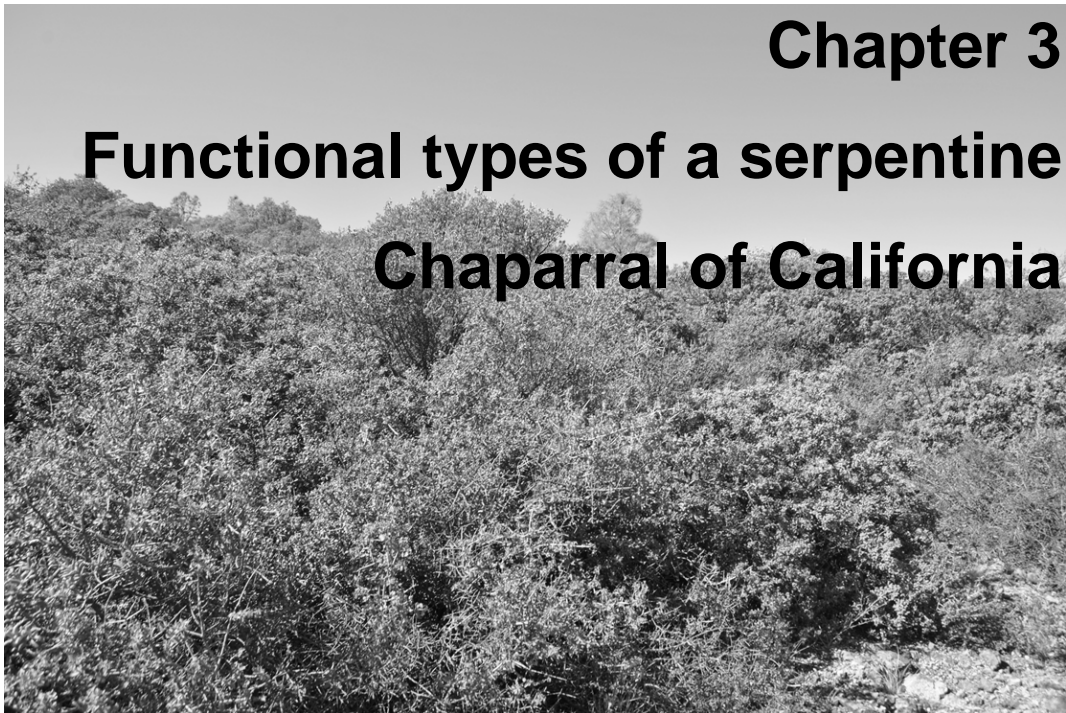
Como conclusión, y puesto que la descripción original de *Genista hirsuta lanuginosa* se hace sobre un pliego recolectado sobre gneises y no sobre serpentinas y por tanto con las características morfológicas de dichas poblaciones y no de las serpentinícolas, se podría proponer separar a las poblaciones serpentinícolas, por un lado, y las restantes, por otro, en dos taxones diferentes.

2. Bibliografía

- Castroviejo, S., Talavera, S., Aedo, C., Romero, C, Salgueiro, F. J. (eds.). 1999. Flora Iberica 7 (I). Real Jardín Botánico. CSIC. Madrid.
- GBIF. Global Biodiversity Information Facility. Disponible en <http://www.gbif.org/>. Fecha último acceso: febrero de 2016.
- Kruckeberg, A. R. 1984. California serpentines: Flora, vegetation, geology, soils, and management problems. University of California Press Berkeley. California, USA.
- Mota, J.F., Cabello, J., Valle, F. 1993. Dolomitic vegetation of the Baetic Ranges. *Plant Ecol.* 109: 29-45.
- Pichi Sermolli, R. E. G. 1948. Flora y vegetazione delle serpentini. *Webbia* 6: 1-378.
- Spach. 1844. in *Ann. Sci. Nat., Bot. ser. 3* 2: 264. *Annales des sciences naturelles [...]* Troisième série. Botanique. Tome deuxième, 1844.

Chapter 3

Functional types of a serpentine Chaparral of California



Capítulo 3

Functional types of a serpentine Chaparral of California

1. Introduction

Throughout the world, **serpentine or ultramafic soils** support **distinctive vegetation** and **unique endemic species** (Brooks, 1987; Proctor & Woodell, 1975; Roberts & Proctor, 1992; Baker et al., 1992; Kruckeberg, 2002). One of the world's richest serpentine floras is found in California, or more specifically in **the California Floristic Province** (the Mediterranean-climate region encompassing most of California plus small territories of adjacent Oregon and Mexico), where there are at least 246 plant taxa endemic to serpentine and several hundred more that are strongly associated with it (Safford et al., 2005). There are more than 6.000 km² of the land serpentine area in the State of California (from Santa Barbara County to the Oregon border in the Coast Ranges and intermittently along the western foothills of the Sierra Nevada) (Harrison et al., 2000).

Serpentine soils show special characteristics which **alter the pattern of vegetation** and **species composition** of the vascular flora (Rune, 1953; Kruckeberg, 1954; Whittaker, 1954; Krause, 1958; Ordunoff, 1974; Proctor & Woodell, 1975): **low Ca/Mg ratio, deficiency in essential macronutrients**, elevated concentration of **heavy metals** and **low water-holding capacity**. Serpentine soils are typically **rocky, shallow** and vulnerable to soil erosion. These limiting soils harbor **sparse vegetation**, further contributing to nutrient limitation and erosion (Brady et al., 2005; Alexander et al., 2007; Springer, 2007; Kazakou et al., 2008).

Serpentine soils give rise to a unique vegetation that arranges in a dramatic landscape: forests, woodlands, sclerophyllous shrublands ("**Chaparral**") and grasslands are the main vegetation types that occur in these ultramafic soils (Barbour & Major, 1977; Kruckeberg, 1984, 2006; Harrison et al., 2006; Alexander et al., 2007; Grace et al., 2007).

Chaparral is a complex of many shrub-dominated vegetation types that cover 8.5 % of California (Barbour & Major, 1977; Keeley & Soderstrom, 1986). The word “Chaparral” originates from the Spanish “chaparro”, meaning place of **scrub oak** (Dallman, 1998). In California, Chaparral generally consists of a dense, single layer of tall and sclerophyllous shrubs with relatively few plants in the understory. Chaparral plants show a suite of adaptations to withstand summer drought, including: (1) tough, drought-resistant (**sclerophyllous**) leaves, (2) **drought-evading foliage**, (3) **bulbs** and other **geophytes**, (4) **roots** with **dual water-seeking strategy** and (5) various mechanisms to **survive wildfires**. Across the world, major plant communities of the Mediterranean areas have similar structure and growth patterns (Orshan, 1986). Consequently, Chaparral plant communities show similar structure and traits to other Mediterranean communities (Dallman, 1998). The main taxonomic families represented in Chaparral ecosystem are: **Asteraceae**, **Brassicaceae**, **Caryophyllaceae**, **Cupressaceae**, **Hydrophyllaceae**, **Lamiaceae**, **Phrymaceae**, **Pinaceae**, **Plantaginaceae**, **Poaceae**, **Polemoniaceae** and **Rosaceae** (Harrison & Rajakaruna, 2011).

Apart from the adaptations of the Chaparral to the hard climatic conditions, serpentine communities have exclusive **adaptations to serpentine soils**. These adaptations have been extensively described (Brady et al., 2005; Kazakou et al., 2008). For instance, some plants appear to carry a corresponding morphology plants having the “**serpentine syndrome** or **serpentinomorphism**” (Kruckeberg, 1954). Generally, there is an evidence for the **evolution of serpentine endemics**, including the roles of **fitness trade-offs** and **pleiotropy**, **phenological divergence**, **catastrophic selection** and **spatial isolation** (Harrison, 2013). Additionally, Pichi-Sermolli (1948) defined **serpentinomorphism** as a set of syndromes (**nanism**, **small and glabrous leaves**, **thin stems**, tendency to flop and smallest ratio of shoot to root weight (which means relatively **bigger proportion of root** displayed by plants growing on serpentine soils).

More specifically, some of the traits identified for serpentine endemics are (Kruckeberg, 1984; Brooks, 1987; Tibbets & Smith, 1992; Brady et al., 2005):

(1) drought stress adaptations including **reduced leaf size** and **sclerophylly** (sclerophyllous leaves are almost always described as small, thick and leathery following

Schimper (1903)), the two traits are linked as part of the drought tolerance strategy of the evergreen Chaparral species (Mooney & Dunn 1970; Parsons, 1976). **Lower specific leaf area** or SLA in serpentine communities (Adamidis et al., 2014). This is due to thicker and/or denser leaves and contributes to long leaf survival, nutrient retention and protection from desiccation (Mooney & Dunn 1970). Smaller leaf sizes reduce boundary layer resistance and help to maintain favourable leaf temperatures and higher photosynthetic water-use efficiency under the combination of high solar radiation and low water availability (or low stomatal conductance) (Parkhurst & Loucks, 1972; Givnish & Vermeij, 1976). A good example of small leaved serpentine plants from the Californian Chaparral is *Adenostoma faciculatum* and *Ceanothus jepsonii*. However, some Chaparral species show also relatively large leaves. These are present in evergreen sclerophyllous species such as *Heteromeles arbutifolia* and *Eriodictyon californicum*, which exhibit high predawn water potentials throughout the dry season, suggesting that they have deep roots (Ackerly et al., 2002).

(2) **Leaf succulence** (Harrison & Rajakaruna, 2011).

(3) **High root biomass or strongly developed root systems.**

(4) **Low shoot/root biomass ratio** (Kruckeberg, 1984; Tibbets & Smith, 1992; Brady et al., 2005).

(5) **Smaller stature** (Kruckeberg, 1984; Brooks, 1987; Tibbets & Smith, 1992; Brady et al., 2005).

(6) **Down-regulation of lateral root growth** due to the **high content in Mg**. The **high content in Mg** in the soils leads to allocating more resources to deep-growing roots; for instance, low soil resource availability in serpentine soil is associated with higher allocation to belowground storage, which could reduce the variability of aboveground biomass (Harrison & Rajakaruna, 2011).

(7) **Slow growth rates and big root. Nutrient limitation** is an important **stressor** in serpentine environments and the mechanisms of adaptation range widely. So, slow shoot growth rates and low shoot:root biomass ratios are common strategies to cope with nutrient deficiency (Brady et al., 2005; Kazakou et al., 2008). Strong nutrient limitation

may directly reduce the potential impact of changes in temperature and rainfall on plant growth, as evidenced by studies showing that communities respond to the alteration of one resource or condition (e.g. temperature) only after the removal of limitation by another resource or condition (e.g. nutrients) (e.g. Klanderud and Totland 2005; Fernández-Goñi et al., 2013).

(8) Presence of **Mycorrhizae** is crucial for plant P uptake and may affect the balance in other elements (Smith et al., 2010). Previous studies have shown that in serpentine ecosystems there are more associations with fungal species (Schechter & Bruns, 2008).

(9) The **elevated levels of heavy metals** also can affect plants resulting in the inhibition of root penetration and growth (Antonovics et al., 1971) and metal exclusion or sequestration at the root or shoot level (Smith & Bradshaw, 1979; Macnair, 1983; Baker, 1987; Hall, 2002). For instance, the accumulation of nickel may confer a defence against herbivory (Martens & Boyd, 1994) and symbioses with serpentine-tolerant ectomycorrhizal communities may facilitate adaptation to edaphic stressors on serpentine (Schechter & Bruns, 2008; Urban et al., 2008; Gonçalves et al., 2009; Moser et al., 2009).

(10) **Soil pH** mediates heavy metal levels and can both ameliorate and increase their effect on plants (Wang et al., 2006).

(11) Finally, with respect to **adaptations to fire**, serpentine soils can support populations of regionally or locally rare plants that appear to be escaping competition and/or frequent fire (Vogl et al., 1988; Safford & Harrison, 2004). These taxa include species that are adapted to fire-driven reproductive cycles but require sufficient time between fires to generate adequate germoplasm to guarantee population persistence (Harrison & Rajakaruna, 2011). Soil infertility and benign climates decrease fire frequency and fire severity, favouring obligate seeding species (Anacker, 2010).

Dry environmental conditions may select for species with traits that allow them to use nutrient and water resources more conservatively (Fonseca et al., 2000; Adamidis et al., 2014).

Communities on serpentine are **important reservoirs for biodiversity** as their flora includes a **high number of rare and endemic species** that present **morphological**

and **physiological adaptations** to extreme conditions (Kruckeberg & Bradshaw, 2005). Consequently, serpentine communities may **have higher levels of diversity** (although sparser vegetation) **in functional traits** than communities on other types of soils, and this may confer resistance to several environmental stressors (Tilman & Downing, 1994; McCann, 2000). Reduced functional group diversity often occurs in high resource environments. Contrastingly dry and infertile serpentine soils are dominated by a mixture of functional groups (Schulze & Mooney, 2012).

For all of these reasons, serpentine is an excellent system for examining some of the most fundamental questions about **speciation** (Harrison & Rajakaruna, 2011). Ecosystem ecologists have long recognized that the **functional traits** of organisms are **key drivers of ecosystems properties** (Jenny, 1980; Jones & Lawton, 1995). Understanding potential changes in ecosystem properties thus depends on understanding the traits that determine a specie's response to environmental parameters (response traits), the traits that influence ecosystem properties (effect trait) and how they are related (Walker et al., 1999; Hooper et al., 2002; Lavorel & Garnier, 2002). Specific studies on the functional traits of plants in relation to soils and climate are rare, particularly in serpentine ecosystems. In California, some of these studies have been conducted mixing all the communities that live on serpentine: grassland, Chaparral and forest (Grace et al., 2007) and using ambient attributes like climate, soils and NDVI. In a recent study on a serpentine grassland, Fernández-Goñi et al (2012) found that serpentine communities contain species belonging to particular functional groups that have sets of functional traits associated to slow growth (perennial life form, short stature, low leaf area, low specific leaf area and low foliar N content) with low variability at the community level. Surprisingly, according to these authors, functional diversity in serpentine ecosystem was low and did not appear to play an important role in explaining the taxonomic diversity of plant communities. Soil affects variability via functional group (i.e., annual/perennial, grass/forb); thus, **serpentine soils will have higher levels of the more stable functional groups** (e.g., perennials; Fernández-Goñi et al., 2012). Almost affects community variability via species functional trait composition; for instance serpentine grasslands will contain values of species functional traits consistent with stress

tolerance and community-level means of these functional traits will predict community variability. Soils affect community variability via species functional diversity; thus, serpentine grasslands will support higher functional diversity. Species found on both types of soils will show **lower temporal variability** on serpentine than non-serpentine soils (Fernández-Goñal et al., 2012).

Plant Ecomorphology (Orshan (1982, 1983, 1986, 1989; growth forms) & Cornelissen et al (2003; functional types)) can provide relevant information on adaptive above- and below- ground functional traits (Mooney et al., 1974; Le Roux et al., 1984; Pierce, 1984; Box, 1987; Bello et al., 2010) enabling the determination of the functional patterns of Mediterranean ecosystems and their description through their ecomorphological attributes (Floret et al., 1987, 1990). These patterns are related to the functionalism and adaptive characters of the components (species) of the ecosystems (Mooney, 1974; Le Roux et al., 1984; Pierce, 1984) and help to detect **functional groups of species (FG)** (Herrera 1984, 1987). Functional groups are **sets of plants exhibiting similar responses to environmental conditions** and having **similar effects on the dominant ecosystem processes** (Walker, 1992; Noble & Gitay 1996; Díaz & Cabido, 1997). With the help of functional traits we are able to **summarize the enormous complexity of individual species and populations into a relatively small number of general recurrent groups** (Walker, 1992; Grime et al., 1997). Ecomorphological studies have been carried out in Australia (Pate et al., 1984), Chile (Orshan et al., 1984), France (Floret et al., 1987, 1990; Romane, 1987), Israel (Danin & Orshan, 1990; Keshet et al., 1990) and in the Iberian Peninsula. In the Iberian Peninsula, these studies were centred on the typically Mediterranean vegetation of *Quercus suber* (Pérez Latorre et al., 1995), *Rhododendron lauroid* forests (Pérez Latorre & Cabezudo, 2006), heathlands (Pérez Latorre et al., 2007), *Maytenus* communities (Pérez Latorre et al., 2009) and in other scrub vegetation (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). Different functional traits are expected to play different roles in terms of matter and energy processes in ecosystems. however until now, studies addressing the ecomorphology of the serpentine Mediterranean are lacking and, to our knowledge, no previous studies have compared

the functional traits of two Mediterranean serpentine ecosystems (North America and Europe).

The **functional traits studied** are in relation to the **above-ground system**, the **photosynthetic organs**, below-ground organs (**root system**), **longevity** and **seasonality**, plant **regeneration**, **multiplication** and **trophism**. For some of these traits, information is extremely scarce, like for root morphology (Hanes, 1977; Kummerow, 1981), especially in serpentine ecosystems, which soils are shallow and rocky.

There is an association between functional traits and plant responses to the environment and here lies the importance and ecological meaning of the study of plant functional traits. Some of characteristics of the functional study of plants are described in Chapter 2: "Ecomorfología", extracted from Cornelissen et al. (2003) and modified attending to Pérez Latorre & Cabezudo (2002). This studies are very useful for the conservation biology of species and communities (Boulangeat et al., 2012) because they enable the determination of overall biodiversity and ecosystem functioning. For these reasons, the use of functional traits for plant classification has increased in the last years (Box, 1987; Woodward & Cramer, 1996).

Among others, functional studies of terrestrial plants can have the following applications: (1) represent the key responses of the vegetation at various scales (from ecosystems to landscapes to biomes and continents), (2) can be used to devise a satisfactory functional classification as a tool in regional and global-scale modelling and paleo-ecology of the geo-biosphere, (3) can help answer some further questions of ecological theory, nature conservation and land management and (4) are candidates for relatively easy, inexpensive and standardized measurements in many biomes and regions on Earth.

The **objectives** of this work were **(1)** to apply the methodology based on the ecomorphological behaviour (growth forms, functional traits) in a Californian serpentine Chaparral; **(2)** to identify the main functional characters of serpentine Chaparral plants; **(3)** to obtain a classification of species in different functional groups attending to the main components and reducing from the huge diversity of the original ecosystem.

We test the hypothesis that Mediterranean serpentine ecosystems located in different continents will share functional traits based on the adaptations to the same kind of the serpentine soils and Mediterranean climate.

2. Material and methods

2.1. Study site

The study was realized in McLaughlin Reserve (10S 550179E/ 4302959 N) in the State of California, U. S. A., throughout the summer months of 2014. It is situated in Napa, Yolo and Lake Counties, boundary of Putah Creek and Cache Creek watersheds (fig. 1). The altitude is around 600-700 m.



Figure 1. Location of the plot in the McLaughlin Reserve (State of California, U. S. A.).

The plot was chosen in serpentine soils, taking into consideration the presence of the most representative species belonging to the dominant plant community (Chaparral); in order to gather vegetation data, several selective plant inventories in the locality were

made. The plot measured 20*20 (400) m², enough to include the theoretical whole diversity of species (Braun-Blanquet, 1979).

2.1.2. Geology

The rocks are **serpentes**. Serpentine mineral group is lizardite, chrysotile and antigorite (University of California, Davis Natural Reserve System, 2003).

2.1.3. Bioclimatic indexes

The bioclimatic indexes (It and Io), based on Rivas Martinez (1996-2009), were calculated using data from the "Knoxville Creek California station" (38° 51' 43"/ 122° 25' 02"; 670 m).

Thermicity index (It) = 300.85 **lower Mesomediterranean bioclimatic belt**.

Ombrotype (Io) = 3.74 **Subhumid- lower subhumid**.

2.1.4. Vegetation

The **inventory** (Appendice I) was made following Braun-Blanquet instructions (1979), including environmental data, presence and plant cover of the species. The studied vegetation type (fig. 2) corresponds to a Chaparral (Leather oak Chaparral or *Quercus durata* shrubland (Shrubland Alliance) in the Northern California Coast Ranges, following Barbour & Major (1977). *Quercus durata* is dominant (Sawyer et al., 2009) with another species such as *Adenostoma fasciculatum*, *Arctostaphylos viscida*, *Ceanothus jepsonii*, *Eriodoyction californicum*, *Fremontodenrdon californicum*, *Garrya congdonii*, *Heteromeles arbutifolia* and *Umbellularia californica*. Emergent *Cupressus sargentii*, *Cupressus macnabiana* and *Pinus sabiniana* but with low cover (Barbour & Major, 1977). All the studied species are arid-active (Evenari et al., 1975).

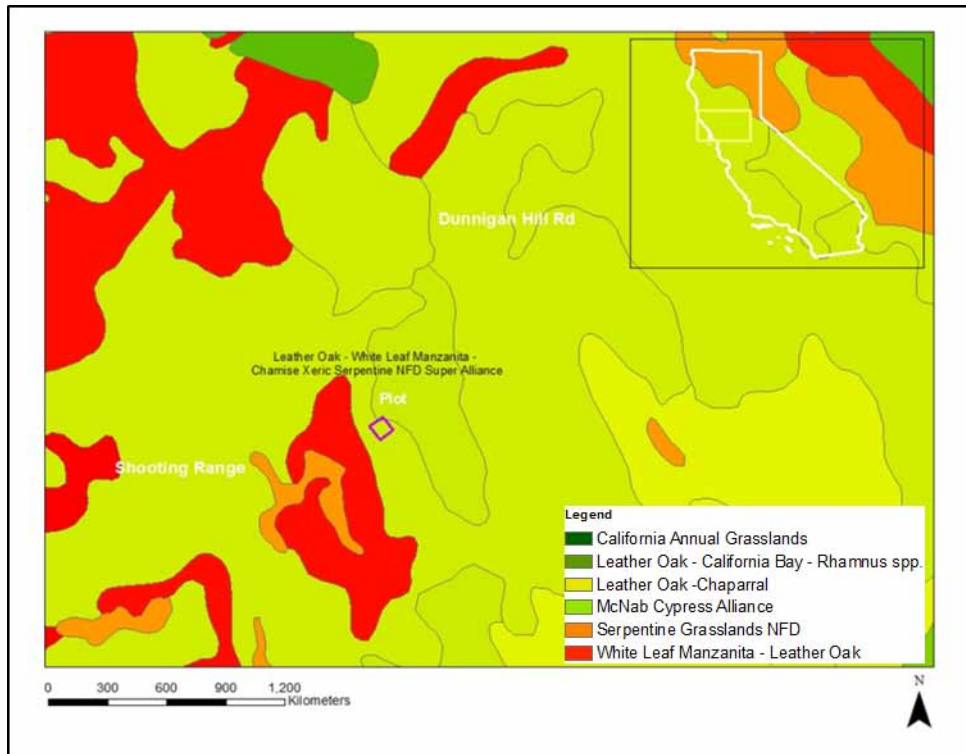


Figure 2. Vegetation map of the studied plot and surroundings. Green: Chaparral studied (*Quercus durata* Shrubland Alliance): leather oak Chaparral (*Ceanotho albiflori-Quercetum duratae* / *Heteromelo arbutifoliae-Quercetea agrifoliae*). Source: the June 2004 version of the Napa and B RBNA region vegetation map using the Manual of California Vegetation Classification System.

2.2. Sampling methods

2.2.1. Studied species

Following the recommendations made by Orshan (1986), we only took into account the **persistent** or **arid-active species** (Evenari et al., 1975) of the plot, that is to say, those that bear aerial active shoots throughout the year and which are therefore adapted to the Mediterranean dry season.

Traits have been measured on robust and well grown plants, located in well-lit environments, partially unshaded. Plants strongly affected by herbivores or pathogens were excluded (Cornelissen et al., 2003). Ecomorphological characters or functional traits were determined for 18 species (table 1) in the field and completed in the laboratory using voucher specimens of the UC Davis Herbarium. Serpentine categories (affinity) were indicated for each studied species (table 1). Voucher specimens of the studied species were stored in the MGC Herbarium (University of Málaga, Spain; Appendice II). Botanical nomenclature followed mainly Bruce et al. (2012). But further we used CALFLORA (2016) and the “list of the McLaughlin Reserve plants” (2014).

Table 1. List of studied species, families and serpentine categories (affinity) following Safford et al. (2005), “the list of the studied plants of McLaughlin Natural Reserve (2003)” and Barbour & Major (1977).

Studied species	Family	Serpentine affinity by Safford et al. 2005
<i>Arctostaphylos viscida</i> C. Parry	Ericaceae	BE/ WI
<i>Ceanothus jepsonii</i> E. Greene	Rhamnaceae	SE
<i>Quercus durata</i> Jepson var. <i>durata</i>	Fagaceae	SE
<i>Galium porrigens</i> Dempster	Rubiaceae	Serpentine and non serpentine
<i>Heteromeles arbutifolia</i> (Lindley) Roemer	Rosaceae	Serpentine and non serpentine
<i>Rhamnus ilicifolia</i> Kellogg	Rhamnaceae	-
<i>Cercocarpus betuloides</i> Torrey & A. Gray	Rosaceae	-
<i>Garrya congdonii</i> Eastw.	Garryaceae	BE
<i>Umbellularia californica</i> (Hook. & Arn.) Nutt.	Lauraceae	-
<i>Hesperocyparis macnabiana</i> (A. Murray bis) Bartel	Cupresaceae	BE
<i>Eriodictyon californicum</i> (Hook. & Arn.) Torrey	Boraginaceae	-
<i>Adenostoma fasciculatum</i> Hook. & Arn.	Rosaceae	WI/IN
<i>Frangula californica</i> (Eschsch.) A. Gray	Rhamnaceae	-
<i>Fremontodendron californicum</i> (Torrey) Cov.	Malvaceae	BE/SI
<i>Pickeringia montana</i> Nutt.	Fabaceae	-
<i>Galium andrewsii</i> A. Gray	Rubiaceae	SI
<i>Castilleja foliolosa</i> Hook. & Arn.	Orobanchaceae	WI
<i>Monardella viridis</i> Jepson	Lamiaceae	BE/SI

Note: SE: strict endemic; BE: broad endemic; BE/SI: broad endemic/strong indicator; SI: strong indicator; WI: weak indicator; WI/IN: weak indicator/indifferent.

2.2.1. Ecomorphology

For the ecomorphological study, we followed the method standardized by Orshan (1982, 1986), with some modifications according to Cornelissen et al. (2003) and this PhD (Chapter 2: “Ecomorfología”). We studied the characters suggested by Orshan (1986), as well as fruit type (fleshy, dried) as introduced by Pérez Latorre et al. (1995) and traits included in this thesis, like branch type and the morphology of the aboveground component. Overall, thirty seven characters were studied (see Appendice III). Protocols for the measurement of plant functional traits are well established (e.g. see Cornelissen et al. (2003) and Pérez-Harguindeguy (2013)). We have tried to improve such protocols in the present PhD (Chapter 2: “Ecomorphology”). The traits studied and the protocol followed to obtain them are listed in Appendice III of the present PhD Thesis.

The **ecomorphological description of each plant** was made with all the studied and listed characters. Also, the **ecomorphological description of the studied community** was following characters suggested by Perez Latorre & Cabezudo (2002): seasonality of assimilating organs, renewal bud location, spinescence, stem consistency, plant height (stratification), organs periodically shed, leaf consistency, leaf tomentosity (%), average leaf size, leaf longevity, fruit type, mean plant longevity, type of vegetative regeneration after fire, main season of shoot growth and flowering.

2.3. Statistical analysis

With all the studied characters a **data matrix (species/characters)** was built. Using the matrix, a classification of the species and functional traits was made by **using multivariate ordination methods to identify the major axes of variation** in the functional traits of the studied species. The trait database was built for all species (18) and modified to include only those traits that were measurable (table 2). We classified the species based on the main measurable characters using a **PCA** performed with the free software PAST ver. 2.17 (Hammer et al., 2001). Previous to the analysis, the variables were typified (by subtracting the mean and dividing by the standard deviation) in order to avoid an unbalanced contribution of any of them. PCA was calculated for each extract

component with correlation (normalized var-covar) method. If this value was high to a specific component, it would be interpreted as an indicator of the weight of the component. In addition, it serves to explain the total variance.

Table 2. Traits used in the PCA and in the cluster analysis.

Character	Abreviature	Classes in the matrix
Location of renewal buds	RB	0 = Th; 1 = Cr; 2 = H; 3 = Ch; 4 = Am, 5 = Ph.
Plant height	H	0 = ≤ 10 cm.; 1 = 10-25 cm.; 2 = 25-50 cm.; 3 = 50-100 cm.; 4 = 1-2 m.; 5 = 2-5 m.; 6 = 5-10 m.; 7 = 10-20 m.; 8 = 20-30; 9 = > 30 m.
Crown diameter	CD	0 = ≤ 10 cm.; 1 = 10-25 cm.; 2 = 25-50 cm.; 3 = 50-100 cm.; 4 = 1-2 m.; 5 = 2-5 m.; 6 = 5-10 m.; 7 = > 10 m.; 8 = None.
Canopy density	DC	0 = < 10 %; 1 = 10-25 %; 2 = 25-50 %; 3 = 50-75 %; 4 = 75-90 %; 5 = > 90 %; 6 = None.
Spinescence	S	0 = Absent; 1 = Stems; 2 = Leaves; 3 = Stems and leaves.
Leaf size in cm ² - larger leaves (dolicoblasts)	LSD	0 = Whithout leaves; 1 = $< 0,10$ cm ² ; 2 = 0,10-0,25 cm ² ; 3 = 0,25-2,25 cm ² ; 4 = 2,25-12,25 cm ² ; 5 = 12,25-20,25 cm ² ; 6 = 20,25-56,25 cm ² ; 7 = 56,25-180,25 cm ² ; 8 = 180,25-1640,25 cm ² ; 9 = $> 1640,25$ cm ² .
Leaf size in cm ² - smaller leaves (brachyblasts)	LSB	Idem to LSD
Leaf area/Assimilating stem area-ratio	PS	0 = ∞ ; 1 = ∞ a 1; 2 = 1; 3 = 1-0; 4 = 0.
Depth of root system	DR	0 = < 10 cm.; 1 = 10-25 cm.; 2 = 25-50 cm.; 3 = 50-100 cm.; 4 = 1-2 m.; 5 = 2-5 m.; 6 = > 5 m.; 7 = None.

Notes: RB: Location of renewal buds; H: plant height; CD: crown diameter; DC: canopy density; S: spinescence; LSD: leaf size in cm^2 for larger leaves (dolichoblasts); leaf size in cm^2 for shorter leaves (brachyblasts); PS: leaf area / assimilating stem area-ratio; DR: depth of root system.

CD and CD were not used in the ACP.

A **neighbour-joining clustering** of the measurable variables, based on Euclidean distances, was performed by using all the functional traits of the table 2 and adding to them the following: leaf tomentosity (T), stem consistency (SC), spread of root system (SR), vegetative regeneration after fire (F), banch type (BT) and morphology of aerial part (M). Cluster analysis was realised with PAST in order to find functional groups (FG). All of these variables are defined in the Appendice III. The cluster cut level was determined manually so that each group and the resulting groups were interpretable and in line with field observations.

Strategies Richness index (Sri) was calculated following Pérez Latorre & Cabezudo (2002, 2006).

3. Results

3.1. Ecomorphological descriptions of the studied taxa

Adenostoma fasciculatum

Shrub. Phanerophyte, evergreen, arid-active, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 1-2 m., crown diameter over 1-2 m. and canopy density over 75-90 %. Holoxyle stems and branches. Fibrous bark less than 2 mm. thick, with bark-shedding periodicity after 2-5 years. Spinescence absent. All leaves borne in brachyblasts. Malacophyllous, green, vertically inserted, tomentose in the upper side without surface resins. Brachyblast leaves are nanophyll with leaf size between $0.25\text{-}2.25\text{ cm}^2$, less than 1 cm. long and less than 1 mm. wide. Leaf longevity less than 6 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical/horizontal root, with depth of 25-50 cm., spread of 50-100 cm., with lignotuber and mycorrhiza (Kummerov et al., 1977). Plant longevity between 5-25 years. Bi-seasonal flowering and spring growth. Resprouting from epicormic buds in the lignotuber and regeneration by seeds (Keeley, 1991; Beyers & Wakeman, 1997; Dallman, 1998; Safford & Harrison, 2004;). Autotrophic only. Dry fruit (achene).

Arctostaphylos viscida

Shrub. Phanerophyte, evergreen, arid-active, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 1-2 m., crown diameter over 1-2 m. and canopy density over 75-90 %. Holoxyle stems and branches. Fringed bark less than 2 mm. thick, with bark-shedding periodicity after one year. Spinescence absent. All leaves borne in dolichoblasts. Malacophyllous, glaucous, horizontally

inserted, non tomentose and without surface resins. Dolichoblast leaves are nano-microphyll with leaf size between 2.25-12.25 cm², 2-5 cm. long and 10-20 mm. wide. Leaf longevity between 6-14 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical/horizontal root, with depth of 50-100 cm., spread of 50-100 cm., without root modification and without rootlet modification. Plant longevity between 5-25 years. Bi-seasonal (winter and spring) flowering season and bi-seasonal shoot growth (spring-summer). Plant killed after-fire but with regeneration by seeds which are stimulated to germinate by fire (Beyers & Wakeman, 1997). Autotrophic only. Fleshy fruit (drupe).

Castilleja foliolosa

Scrub. Chamaephyte sufruticose, evergreen, arid-active, basipetal branch shedder. Maximum height between 10-25 cm, crown diameter over 10-25 cm and canopy density over 90 %. Hemixyle plant. Fluted bark less than 2 mm. thick, without bark-shedding periodicity. Spinescence absent. Leaves in brachyblasts and dolichoblasts. Malacophyllous, glaucous, horizontally inserted, tomentose and without resins. Dolichoblast leaves are nanophyll with leaf size between 0.25-2.25 cm², 1-2 cm. long and 2-3 mm. wide. Brachyblasts leaves are leptophyll with leaf size between 0.1-0.25 cm², less than 1 cm. long and 1-2 mm. wide. Leaf longevity less than 6 months in dolichoblast and 6-14 months in brachyblast, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical/horizontal root, with depth of 10-25 cm., spread of 10-25 cm., without root modification and without rootlet modification. Plant longevity between 2-5 years. Bi-seasonal flowering (winter-spring) and biseasonal shoot growth (winter-spring). After-fire vegetative regeneration by below ground buds. Autotrophic only. Dry fruit (capsule).

Ceanothus jepsonii

Scrub. Chamaephyte fruticose, evergreen, arid-active, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 50-100 cm., crown diameter over 50-100 cm. and canopy density over 50-75 %. Holoxyle stems and branches. Fluted bark less than 2 mm. thick, without bark-shedding periodicity. Spinescence absent. Leaves in dolichoblasts and brachyblasts. Sclerophyllous, green, horizontally inserted, lower side tomentose and with surface resins. Dolichoblast leaves are nanophyll with leaf size between 0.25-2.25 cm², 1-2 cm. long and 5-10 mm. wide. Brachyblast leaves are nanophyll with leaf size between 0.25-2.25 cm², less than 1 cm. long and 5-10 mm. wide. Leaf longevity between 14-26 months in dolichoblasts and between 6-14 months in brachyblasts, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical/horizontal root, with depth of 25-50 cm., spread of 10-25 cm., without root modification and without rootlet modification. Plant longevity between 2-5 years. Spring flowering and bi-seasonal shoot growth. Plant killed after-fire but with regeneration by seeds (Bayers & Wakeman, 1997). Autotrophic only. Fleshy fruit (drupe).

Cercocarpus betuloides

Shrub. Phanerophyte and geophyte, evergreen, arid-active, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 1-2 m., crown diameter over 1-2 m. and canopy density over 50-75 %. Holoxyle stems and branches. Fluted bark less than 2 mm. thick with bark-shedding periodicity. Spinescence absent. All leaves borne in brachyblasts. Semi-sclerophyll, green, vertically inserted, tomentoses and without surface resins. Brachyblast leaves are nanophyll, with leaf size between 0.25-2.25 cm², 1-2 cm. long y 5-10 mm. wide. Leaf longevity between 6-14 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent (Kummerow, 1981; Hellmers et al., 1955). Root vertical and horizontal, with a depth of 1-2 m., spread of 10-25 cm. and with rhizome (USDA forest service and obsp. pers). Vegetative multiplication by below ground organs. Plant longevity between 2-5 years. Spring flowering and s ummer growth. Resprouting after fire from rhizomes and roots (USDA forest service). Autotrophic only. Dried fruit (achene).

Eriodictyon californicum

Scrub. Chamaephyte fruticose, evergreen, arid-active, basipetal branch shedder. Maximum height between 25-50 cm., crown diameter over 10-25 cm. and canopy density over 10-25 %. Holoxyle stems and branches. Fluted bark less than 2 mm. thick, without bark-shedding periodicity. Spinescence absent. All leaves borne in dolichoblasts and brachyblast. Malacophyllous, green and white, vertically inserted, non tomentose but with glands and surface resins. Dolichoblast leaves are nanophyll with leaf size between 2.25-12.25 cm², 2-5 cm. long and 5-10 mm. wide. Brachyblast leaves are nanophyll with leaf size between 0.25-2.25 cm², 2-5 cm. long and 3-5 mm. wide. Leaf longevity less than 6 months in brachyblast and dolichoblasts, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical root, with depth of 25-50 cm., spread of less than 10 cm., with rhizome (USDA forest service, 2016). Plant longevity between 2-5 years. Bi-seasonal flowering (spring-summer) and spring growth. Regeneration by seeds or resprouting from rhizomes. Autotrophic only. Dry fruit (capsule).

Frangula californica

Shrub. Phanerophyte, evergreen, arid-active, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 50-100 cm., crown diameter over 1-2 m. and canopy density over 25-50 %. Holoxyle stems and branches. Flaky bark less than 2 mm. thick, with bark-shedding periodicity after 2-5 years. Spinescence absent. All leaves borne in dolichoblasts. Semi-sclerophyllous, glaucous and white, horizontally inserted, tomentose in the lower side and without resins. Dolichoblast leaves are nano-microphyll with leaf size between 2.25-12.25 cm², 2-5 cm. long and 10-20 mm. wide. Leaf longevity between 6-14 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical root, with depth of 50-100 cm., spread of less than 10 cm., with lignotuber. Plant longevity between 2-5 years. Summer flowering and summer growth. After-fire vegetative regeneration from epicormic buds located below-ground (Beyers & Wakeman, 1997). Autotrophic only. Fleshy fruit (drupe).

Fremontodendron californicum

Shrub. Phanerophyte, arid-active, evergreen, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 2-5 m., crown diameter over 1-2 m. and canopy density over 50-75 %. Holoxyle stems and branches. Fluted bark less than 2 mm. thick, without bark-shedding periodicity. Spinescence absent. Leaves in dolichoblasts and brachyblast. Malacophyllous, brown and green, vertically inserted, tomentoses and without resins. Dolichoblast leaves are nanomicrophyll with leaf size between 2.25-12.25 cm², 2-5 cm. long and 10-20 mm. wide. Brachyblast leaves are nanophyll with leaf size between 0.25-2.25 cm², 1-2 cm. long and 5-10 mm. wide. Leaf longevity between less than 6 months in dolichoblasts and between 6-14 months in brachyblast, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical and horizontal root, depth of 50-100 cm. and spread of 50-100 cm. (Cheng et al., 1990; Hendrick & Pregitzer, 1992) with lignotuber and probably mycorrhiza (USDA forest service). Plant longevity between 5-25 years. Spring flowering and bi-seasonal growth (spring-summer). After-fire regeneration by seeds (seeds are stimulated to germinate by heat (Beyers & Wakeman, 1997) and by adventitious-bud root crown/soboliferous species root sucker (USDA forest service, 2016). Autotrophic only. Dry fruit (capsule).

Galium andrewsii

Herbaceous scrub. Chamaephyte sufruticose evergreen, arid-active, acropetal branch shedder. Maximum height less than 10 cm., crown diameter over 10-25 cm. and canopy density over 90 %. Hemixyle stems and branches. Fibrous bark less than 2 mm. thick, with bark-shedding periodicity after one year. Spinescence in leaves. All leaves borne in dolichoblasts. Malacophyllous, green, vertically inserted, non tomentose and without resins. Dolichoblast leaves are leptophyll with leaf size between 0.1-0.25 cm², less than 1 cm. long and less than 1 mm. wide. Leaf longevity between 6-14 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent.

Vertical root, with depth of 10-25 cm., spread of 10 cm., without root modification and without rootlet modification. Plant longevity between 2-5 years. Bi-seasonal flowering (spring-summer) and spring shoot growth. Vegetative multiplication by below-ground organs. After-fire vegetative regeneration by below ground buds. Autotrophic only. Fleshy fruit (berry).

Galium porrigens

Scrub. Chamaephyte sufruticose, evergreen, arid-active, basipetal branch shedder. Maximum height between 10-25 cm., crown diameter less than 10 cm. and canopy density over 10 % . Hemixyle plant. Fibrous bark less than 2 mm. thick, with bark-shedding periodicity after 2-5 years. Spinescence absent. All leaves borne in dolichoblasts. Malacophyllous, green, horizontally inserted, non tomentose and without surface resins. Dolichoblast leaves are leptophyll, with leaf size between 0.1-0.25 cm², less than 1 cm. long and 2-3 mm. wide. Leaf longevity between 6-14 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical root, with depth of 10-25 cm., spread of less than 10 cm., without without rootlet modifications. Plant longevity between 2-5 years. Bi-seasonal flowering (spring and summer) and spring shoot growth. Vegetative multiplication by below-ground organs. After-fire vegetative regeneration by below ground buds. Autotrophic only. Fleshy fruit (berry).

Garrya congdonii

Shrub. Phanerophyte, evergreen, arid-active, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 2-5 m., crown diameter over 2-5 m. and canopy density over 75-90 %. Holoxyle stems and branches. Fluted bark less than 2 mm. thick without bark-shedding periodicity. Spinescence absent. All leaves borne in dolichoblasts. Malacophyllous, glaucous and greens, vertically inserted, tomentose and without surface resins. Dolichoblast leaves are nano-microphyll with leaf size between 2.25-12.25 cm², de 2-5 cm. long and 20-50 mm. wide. Leaf longevity between 6-14 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical root, with depth of 50-100 cm., spread of less than 10 cm., with lignotuber. Plant longevity between 5-25 years. Bi-seasonal flowering (spring-summer) and summer growth. After-fire vegetative regeneration from epicormic buds located below-ground. Autotrophic only. Fleshy fruit (berry).

Hesperocyparis macnabiana

Shrub. Phanerophyte, evergreen, arid-active, acropetal branch shedder. Maximum height between 2-5 m., crown diameter over 2-5 m. and canopy density over 75-90 %. Holoxyle stems and branches. Fringed bark less than 2 mm. thick with bark-shedding periodicity. Spinescence absent. All leaves borne in dolichoblasts. Malacophyllous and green, vertically inserted, tomentoses in the lower side and with surface resins. Dolichoblast leaves are sub-leptophylls with leaf size of less than 0.1 cm², less than 1 cm. long and less than 1 mm. wide. Leaf longevity between 6-14 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Hemispheric root system, with depth of 25-50 cm., spread of 1-2 m. (Florida Forestry Information-Cupressaceae, 2016). Leaf longevity between 5-25 years. Summer flowering and bi-seasonal growth (winter-spring). Plant killed after-fire but with regeneration by seeds. Autotrophic only. Seed cone.

Heteromeles arbutifolia

Shrub. Phanerophyte, evergreen, arid-active, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 2-5 cm., crown diameter over 2-5 m. and canopy density over 90 %. Holoxyle stems and branches. Fluted bark less than 2 mm. thick, without bark-shedding periodicity. Spinescence absent. All leaves borne in dolichoblasts. Sclerophyllous, greens, vertical inserted, tomentose and without surface resins. Dolichoblast leaves are microphyll with leaf size between 12.25-20.25 cm², 5-10 cm. long and 20-50 mm. wide. Leaf longevity between 14-26 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical root, with depth of 1-2 m., spread of less than 10 cm., without without rootlet modification. Plant longevity between 2-5

years. Summer flowering and spring growth. After-fire vegetative regeneration by below-ground buds (Dallman, 1998; Beyers & Wakeman, 1997). Autotrophic only. Fleshy fruit (drupe).

Monardella viridis

Scrub. Chamaephyte sufruticose, evergreen, arid-active, basipetal branch shedder. Maximum height less than 10 cm., crown diameter over 10-25 cm. and canopy density over 50-75 %. Hemixyle plant. Fringed bark less than 2 mm. thick, with bark-shedding periodicity after 2-5 years. Spinescence absent. Leaves in brachyblasts and dolichoblasts. Malacophyllous, green and white, vertically inserted, tomentose and without resins. Dolichoblast leaves are nanophyll with leaf size between 0.25-2.25 cm², 1-2 cm. long and 3-5 mm. wide. Brachyblast leaves sub-leptophyll leaf size between less than 0.1 cm², less than 1 cm. long and 1-2 mm. wide. Leaf longevity less than 6 months in dolichoblast and 6-14 months in brachyblast, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical/horizontal root, with depth 10-25 cm., spread of 10-25 cm., with lignotuber. Plant longevity between 2-5 years. Summer flowering and spring shoot growth. Vegetative multiplication by below-ground organs. Resprouting after fire by below ground (lignotuber). Autotrophic only. Dry fruit (nutlets).

Pickeringia montana

Shrub. Phanerophyte and cryptophyte, arid-active, evergreen, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 1-2 m., crown diameter over 25-50 cm. and canopy density over 25-50 %. Holoxyle stems and branches. Fluted bark less than 2 mm. thick, without bark-shedding periodicity. Stems spinescent. All leaves borne in dolichoblasts. Malacophyllous, green and glaucous, vertically inserted, non tomentose and without resins. Dolichoblast leaves are nanophyll with leaf size between 0.25-2.25 cm², 1-2 cm. long and 3-5 mm. wide. Leaf longevity between 6-14 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems presents, 10-20 cm. long and 2-3 mm. wide and duration between 1-2 years. Tap root, with depth of 1-2 m., spread between 10-25 mm., with rhizome. Plant longevity between 5-25 years. Bi-seasonal flowering and spring growth. Vegetative multiplication from rhizome (below ground organs). Resprouting after fire by adventitious-bud root crown and, in the geophyte form, buds located deep below-ground (in the rhizome) (Hanes, 1981). N-fixing. Dry fruit (legume).

Quercus durata

Shrub. Phanerophyte, arid-active, evergreen, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 1-2 m., crown diameter over 5-10 cm. and canopy density over 90 %. Holoxyle stems and branches. Fluted bark less than 2 mm. thick, without bark-shedding periodicity. Spinescence absent. All leaves borne in dolichoblasts. Sclerophyllous, glaucous and white, vertically inserted, tomentose on both sides and without surface resins. Dolichoblast leaves are nano-microphyll with leaf size between 2.25-12.25 cm², 2-5 cm. long and 5-10 mm. wide. Leaf longevity less than 6 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical root, with depth of 1-2 m., spread of less than 10 cm., without root modification and with mycorrhiza (Kummerov et al., 1977). Plant longevity between 5-25 years. Spring flowering season and spring growth. After-fire vegetative regeneration from epicormic buds below ground (Sawyer et al., 2009). Autotrophic only. Dry fruit (nut).

Rhamnus ilicifolia

Shrub. Phanerophyte, evergreen, arid-active, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 1-2 m., crown diameter over 1-2 m. and canopy density over 90 %. Holoxyle stems and branches. Fluted bark less than 2 mm. thick, without bark-shedding periodicity. Spinescence absent. Leaves in dolichoblasts and brachyblasts. Semi-sclerophyllous, green, horizontal inserted, non tomentose and without surface resins. Dolichoblast leaves are nanophyll with leaf size between 0.25-2.25 cm², 1-2 cm. long. and 10-20 mm. wide. Brachyblast leaves are nanophyll with leaf size between 0.25-2.25 cm², 1-2 cm. long and 5-10 mm. wide. Leaf longevity in dolichoblasts and

brachyblasts between 6-14 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical root, with depth of 50-100 cm., spread of less than 10 cm., with lignotuber. Plant longevity between 5-25 years. Bi-seasonal flowering and spring growth. After-fire vegetative regeneration from epicormic buds located below-ground (Beyers & Wakeman, 1997). Autotrophic only. Fleshy fruit (drupe).

Umbellularia californica

Shrub. Phanerophyte, evergreen, arid-active, with periodical shedding of leaves. Maximum height between 2-5 m., crown diameter over 1-2 m. and canopy density over 75-90 %. Holoxylo stems and branches. Fluted bark less than 2 mm. thick, without bark-shedding periodicity. Spinescence absent. All leaves borne in dolichoblasts. Semi-sclerophyllous, greens, vertically inserted, non tomentose and without surface resins. Dolichoblast leaves are nano-microphyll with leaf size between 2.25-12.25 cm², de 2-5 cm. long and 10-20 mm. wide. Leaf longevity between 6-14 months, with seasonal partial shedding in summer. Photosynthetic stems absent. Vertical root, with depth of 1-2 m., spread of less than 10 cm., with lignotuber. Plant longevity between 5-25 years. Bi-seasonal flowering (winter-spring) and summer growth. Plant with resprouting (Anacker et al., 2011) and with regeneration by seeds. Autotrophic only. Fleshy fruit (berry).

3.2. Distribution of families in the Californian chaparral

The taxa of this Chaparral plant community are represented by **13 botanical families**. The families with more represented taxa were **Rhamnaceae** and **Rosaceae** with 3 taxa. There was a family with 2 taxa: **Rubiaceae**. The rest of families had only one taxa. **Ericaceae**, **Rubiaceae**, **Lamiaceae** and **Fabaceae** are coincident among Californian Chaparral and South-Iberian serpentine shrublands.

3.3. Ecomorphological description of the community

Shrub community (Chaparral) composed mainly by phanerophytes. Non very spinescent, mainly holoxylo, height between 1-5 m., bi-stratified. In summer, a partial shedding of leaves is observed. Leaves are mainly malacophyllous (61 %) but some of them are sclerophyllous (17 %) or semisclerophyllous (22 %), with tomentosity degree (61%), localized mostly in dolichoblasts. Leaf size ranges between 0.25-12.25 cm² in dolichoblasts and in brachyblasts leaves are smaller (0.25-2.25 cm²). The longevity of plants is predominantly 2-25 years. Most of plants have vegetative regeneration after fire by below ground organs (61%) and most of them can also regenerate by seeds (22 %). Vegetative growth is produced in spring but it is biseasonal (spring-summer or winter-

spring) and flowering is also biseasonal (spring-summer mostly). Fruits can be dry (56 %) or fleshy (44 %).

3.4. Results of the PCA: main functional traits (characters)

Eigenvalues of the different taxa for the two main components were represented in a biplot spatial diagram (fig. 3). The PCA showed that two axis supported 63.12 % of the variance. The first axis is interpreted as reflecting a gradient of renewal buds, which is increasing towards bigger sizes on the right. On the positive direction of the second component were situated the species which had spinescence and, in several cases, photosynthetic stems.

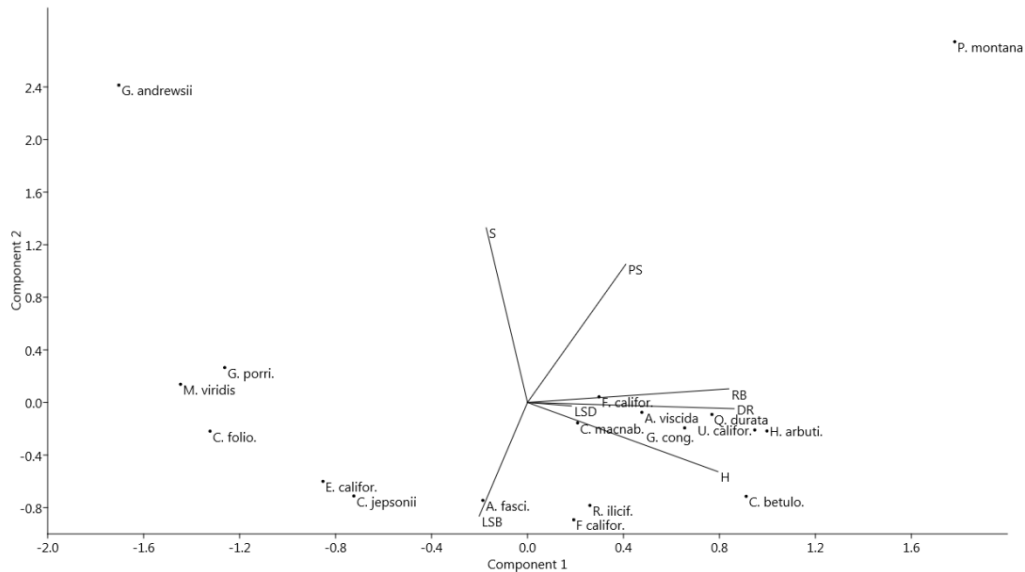


Figure 3. Biplot spatial diagram with two axis: functional groups based on taxa (.).

Characters are represented using abbreviations in table 2.

Component 1 corresponds with RB, H, DR, and LSD , while component 2 is related to S and PS.

3.5. Results of the clustering analysis: Functional Groups (FG`s)

Our analysis identified **six main functional groups** (correlation coefficient 0.71; functional groups are shown in the Appendice IV: dendrogram and table) coexisting in the studied community. The occurrence of six main functional groups (coenomorfos) in a total of 18 species corresponds to a **Sri of 0,33** .

At the first step of the cluster analysis, species were classified into two general groups: **chamaephytes and phanerophytes**. So, the position of renewal buds was very important to unravel the functional diversity in this ecosystem. The following groups were based mainly on the presence of **brachyblasts** and **dolichoblasts** and on the rest of the traits as follows:

FG 1: chamaephytes with brachyblasts and dolichoblasts but showing a low tomentosity.

FG 2: chamaephytes with brachyblasts and dolichoblasts but with high degree of tomentosity. The two species of *Galium* were included in FG 1 and FG 2 by the analyses according to the renewal position of buds, but they have only dolichoblasts branches and for this reason we could separate this taxon from this group in a subgroup.

FG 3, FG 4, FG 5 and FG 6 were phanerophytes, with big roots and big size (high height plant, canopy density and crown diameter) but traits as presence of dolichoblasts and brachyblasts, the leaf size and the spread of the root system splitted these groups.

FG 3: phanerophytes, mainly with dolichoblasts only and all of them having tap root except *Rhamnus illicifolia*.

FG 4 and FG 5: comprised of two amphiphytes but they were in different groups according to the presence of spinescence and photosynthetic stems.

And finally, FG 6: included phanerophytes with horizontal and vertical roots, without vegetative regeneration after fire but with regeneration after fire by seeds (seeders). In

this group we could separate little subgroups which are differentiated by the presence of brachyblasts, because the majority of the phanerophytes do not have brachyblasts.

4. Discussion

Although the study of functional traits in every ecosystem provides an excellent system to examine ecological answers, this is the first study where functional traits in serpentine Chaparral and above-ground shoot system, the photosynthetic organs, below-ground organs (root system), longevity and seasonality, regeneration, multiplication and trophism, have been analyzed.

4.1. About the functional traits of the serpentine Chaparral

Overall, our results confirm some of the adaptations to the Mediterranean climate and serpentine soils. One example of them is the leaf size. Our study, like other studies on serpentine ecosystems (Fernández-Goñi et al., 2012; Adamidis et al., 2014), showed that plants in serpentine ecosystems have low specific leaf area. This promotes nutrient retention, reducing water loss and susceptibility to desiccation. Compared to plants in other Mediterranean ecosystems (Rodríguez-Gallego et al., 2015), like dune plants, leaves show bigger sizes around 56.25 cm².

A large part of the existing bibliography agrees in that leaves in serpentine chaparral are sclerophyll (Barbour & Major, 1977; Kruckeberg, 1984, 2006; Dallman, 1998; Sanchez-Mata, et al., 2004; Harrison et al., 2006; Alexander et al., 2007; Grace et al, 2007), maybe it was in the sense of small, thick and leathery, as Schimper (1903) pointed out. Nevertheless, in the sense of Orshan (1986), sclerophyll leaves can not be bent without breaking them and according to this definition, only 17 % of the studied plants borne sclerophyllous leaves, because the majority were malacophyllous (60 %) and semisclerophyllous (22 %). The dominance of malacophyll species, with unligified leaves which last a year or less, falling at least partially in summer, also constitutes an adaptation to summer drought. It has been suggested that building sclerophyllous leaves costs more energy and nutrients to plants and consequently, having malacophyllous

leaves could represent a better strategy for plants growing in nutrient deprived soils, such as serpentines (Keshet et al., 1990; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002).

Other characters such as the colour of leaves and their tomentosity indicated that the studied community is well adapted to the serpentine ecosystem because 60 % of the species had hairy leaves, reducing water losses through the stomata. Leaf color reflected light, probably as an adaption to excess UV (Keshet et al., 1990).

According to the literature (Fernández-Going et al., 2012), serpentine soils will have higher levels of the more stable functional biological types, which could mean chamaephytes and phanerophytes. However, the adaptation to aridity, low nutrients and heavy metals can inhibit growth of serpentine flora (Antonovics et al., 1971; Brady et al., 2005; Kazakou et al., 2008; Fernández-Going et al., 2012). Our results, showed that chaparral is composed mainly of phanerophytes (56 %), followed by chamaephytes (33 %) and amphiphytes (11 %). These findings differ from the Mediterranean serpentine ecosystem of Southern Spain (Chapter 4), where the majority of species were chamaephytes. Consequently, Californian serpentine plants are taller and should be more competitive (Cornelissen et al., 2003) than Spanish plants. However, canopy densities were high in both ecosystems, showing that the morphology of plants is dwarfed due to the serpentine soil.

Despite being phanerophytes, some of the studied taxa have dolichoblasts and brachyblasts with different leaf sizes. Accordingly Westman (1981) described the presence of seasonal dimorphism in most plants of the Californian Chaparral. Our results show that a third of the plants have biomass photosynthetic oscillation throughout the year, which could serve as a mechanism to avoid water stress during summer drought (Orshan, 1963).

The studied plants partially shed their leaves in summer, keeping the dry biomass attached to the body of the plant. This strategy could promote the occurrence of fire because of the accumulation of highly flammable biomass in an ecosystem with a high fire risk (Vogl, 1997; Safford & Harrison, 2004). Nevertheless, the studied species showed various adaptations to fire. One of them is the presence of bark (Orshan, 1989), which protects the plant if fire is not too severe. Moreover, plants showed root

modifications such as burls (Lloret et al., 1999) which enable the vegetative regeneration of plants, and some of the plants were seeders: they are cued by fire to reproduce by seed (Keeley, 1992; Safford & Harrison, 2004).

In relation to the radical system, the literature indicated that many species have a dual root system, with a thick, deep tap root and a mat of roots closer to the soil surface (Dallman, 1998). Our results showed that the majority of the studied plants had tap roots, possibly as a strategy to accumulate water and nutrients (Brady et al., 2005; Kazakou et al., 2008; Harrison & Rajakaruna, 2011). This could be an ecological adaptation to the aridity of the serpentine soils and to their low content in essential nutrients. Roots were not very long because serpentine soils are shallow and rocky.

4.2. About functional groups

With respect to the study of functional groups, our results are congruent with the idea that dry and infertile serpentine soils are dominated by a mixture of functional groups (Pérez Latorre et al., 2007; Schulze & Mooney, 2012). The results of our clustering analysis show that the diversity of plant functional groups in serpentine ecosystems is very high: 6 groups in 18 species (Sri = 0,33). We even found groups consisting of only one species, because they did not share characters with the rest of the species (Pérez Latorre et al., 2007; Pérez Latorre et al., 2009). In comparison with other studies in different ecosystems, we got the same number of functional groups but with less studied species. For instance, the studies by Navarro et al. (2010) in high Mediterranean mountain on the Moroccan High Atlas, found six groups in 84 studied plants. Grace et al. (2007), studied functional groups in Californian serpentine communities using environmental attributes like climate and geology, and identified 11 floristic groups. For instance, *Heteromeles arbutifolia*, *Adenostoma fasciculatum* and *Galium andrewsii* were considered in the same group because they shared the same ecological characteristics; however, in our study they were in different functional groups according to functional attributes which are more predictive to manage ecosystems (Díaz & Cabido, 1997). The studied ecosystem showed

a high functional diversity, and according to the studies of Grime et al. (2000, 2008) serpentine ecosystems could be highly resistant to environmental disturbances.

The groups obtained in this work probably are applicable to wider Mediterranean regions with serpentines in the world because the adaptive traits identified were similar in the two serpentine ecosystems studied.

The location of renewal buds was an important character in our analyses: since it was the first step of the cluster. The mainly presence of two biological types chamaephytes and phanerophytes, could be a strategy that confers plants the facility to survive and disperse because renewal bud area allocated in that different places (Cabezudo et al., 2009).

The type of branches carried out very important functions in the studied plants, specially the presence of only dolichoblats, only brachyblasts or both of them. This is a character with ecological meaning in Mediterranean studied ecosystems: the presence of both types of branches allows seasonal dimorphism and consequently biomass photosynthetic oscilation throughout the year (Palacio et al., 2004; Palacio & Montserrat-Martí, 2006).

Hairiness or tomentosity showed relative weight because several species were separated according to that character, showing the degree of adaptation to minimise the loss of water (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; Pérez Latorre et al., 2007).

In the groups consisting of tall phanerophytes, the radical system was important. Most of the studied plants showed tap roots (56 %) which give resitence to aridity and to the low nutrient content in serpentine soils.

On the other hand, species from serpentine substrates presented a conservative strategy, investing more resources into structural compounds and thus showing low values of leaf area and leaf thickness (denser leaves), and they were used to identify subgroups (Adamidis et al., 2014). Reduced leaf size is an advantage for serpentine plants (Safford et al., 2005).

Spinescence is a character that can provide information of drought and grazing pressure. But studied plants were not spiny. Only *Pickeringia montana* was in the group with presence of spinescence.

5. Acknowledgements

We gratefully acknowledge the support of the University of Malaga for the stay of N. Hidalgo-Triana in UC Davis, the support of the Department of Environmental Science and Policy of the UC, especially of Jim Thorne, the support of the Center for Plant Diversity (UC Davis Herbarium), especially Jean Shepard (Collection Manager) and Ellen Dean (Curator), and the support of the McLaughlin Natural Reserve and especially of Catherine Koehler (Resident Director). We gratefully acknowledge Antonio Flores for his help in statistics.

6. References

- Adamidis G. C., Kazakou, E., Fyllas N. M. & Panayiotis G. D. 2014. Species adaptive strategies and leaf economic relationships across serpentine and non-Serpentine Habitats on Lesbos, Eastern Mediterranean. PLoS ONE 9 (5): e96034.
- Ackerly, D. D., Knight C. A., Weiss S. B., Barton K. & Starmer, K. P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of Chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. Oecologia 130:449-57.
- Earl A. B., Coleman, R. G., Keeler-Wolf, T. & Harrison, S. P. 2007. Serpentine geoecology of western North America: Geology, soils and vegetation. Oxford Univ. Press. New York. pp 166-167.
- Anacker, B., Rajakaruna, N., Ackerly, D., Harrison, S. P., Keeley, J. & Vasey, M. 2011. Ecological strategies in California Chaparral: Interacting effects of soils, climate, and fire on specific leaf area. Plant Ecol. Divers. 4:179-188.
- Anacker, B. L. 2010. Habitat Specialization and Community Assembly of Plants on Serpentine Soil. Ph.D., University of California , Davis. 2010, 185 pages.

- Antonovics J., Bradshaw, A. D. & Turner, R. G. 1971. Heavy metal tolerance in plants. *Advances in Ecological Research* 7: 1-85.
- Azorín, J. & Gómez, D. 2008. Capítulo 13: Estrategias de las plantas frente al consumo por los herbívoros. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (España). 15 pp.
- Barbour, M.G. & Major, J. (Eds). 1977. Terrestrial vegetation of California. In: O'Geen, Randy A. Dahlgren & Daniel Sanchez-Mata. Chapter three: California soils and examples of Ultramafic Vegetation: Wiley Interscience. New York. 1002 pp.
- Baker, A. J. M. 1987. Metal tolerance. *New Phytologist* 06 (1): 93-111.
- Baker, A. J. M., Proctor J. & Reeves R. D. (Eds). 1992. The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils. *Proceedings of the First International Conference on Serpentine Ecology*, University of California, Davis, 19-22 June 1991. Intercept, Hampshire. UK. 509 pp.
- Baldwin, B. G, Goldman, D., J Keil; D., Patterson, R., J. Rosatti, T. & Wilken, D. 2012. The Jepson Manual Vascular Plants of California, 1600 pp. University of California Press, Berkeley, CA. <http://ucjeps.berkeley.edu/eflora>
- Beyers J. L. & Wakeman C. D. 1997. Season of Burn Effects in Southern California Chaparral.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D. et al. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873-2893.
- Boulangeat, I., Philippe, P., Abdulhak, S., Douzet, R., Garraud, L., Lavergne, S., Lavorel S., Vittoz, P. & Thuiller, W. 2012. Improving plant functional groups for dynamic models of biodiversity: at the crossroads between functional and community ecology. *Glob. Change Biol.* 18: 3464-3475.
- Box, E. O. 1987. Plant life forms and Mediterranean environments. *Ann. Bot.* 45: 7-42.
- Brady K. U., Kruckeberg A. R. & Bradshaw H. D. 2005. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36:243-266.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología*. Blume. Madrid.
- Brooks, R. 1987. Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach. Dioscorides Press. Portland. 454 pp.

- Cabezudo, B., Casimiro-Soriguer Solanas, F., Pérez Latorre, A. V. Dana, E., & Ramírez, J. 2009. *Hoffmannseggia glauca* (Ortega) Einfen (Fabaceae, Caesalpinioideae): Nuevo metáfito en el Sur de la Península Ibérica (Málaga, España). Acta Bot. Malacitana 34: 261-263.
- CALFLORA. 2016. Information on wild California plants for conservation, education, and appreciation. Available in <http://www.calflora.org/>
- Cornelissen, J. H. C. et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Aust. J. Bot. 51: 335-380.
- Cheng, W., Coleman, D. C. & Box, J. 1990. Root dynamics, production and distribution in agroecosystems on the Georgia Piedmont using minirhizotrons. J. Appl. Ecol. 27: 592-604. Rhizosphere Image Gallery: <http://ic.ucsc.edu/~wxcheng/wewu/index.html>
- Dallman, P. R. 1998. Plant Life in the World's Mediterranean Climates. California, Chile, South Africa, Australia and the Mediterranean Basin. California Native Plant Society. University of California Press. Berkeley. Los Angeles. 255 pp.
- Danin, A. & Orshan, G. 1990. The distribution of Raunkiaer life forms in Israel in relation to the environment. J. Veg. Sci. 1: 41-48
- Díaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. J. Veg. Sci. 8: 463-474.
- Evenari, M. E., Schulze, D., Kappen, L., Buschbom, U. & Lange, O. L. 1975: Adaptive mechanisms in desert plants. In: Vernberg, E. J. (Ed.). Physiological adaptation to the environment. American Institute of Biological Sciences. New York. pp. 111-129.
- Fernandez-Goñi, B.M., Anacker, B.L. & Harrison, S. 2012. Temporal variability in California grasslands: soil type and species functional traits mediate response to precipitation. Ecology 93 (9):14.
- Fernandez-Goñi, B. M., Harrison, S. P., Anacker, B. L. & Safford, H. 2013. Climate interacts with soil to produce beta diversity in Californian plant communities. Ecology 94: 2007-2018.
- Floret, C., Galan, M. J., Le Floch, E., Orshan, G. & Romane, F. 1987. Growth form as a tool in characterising vegetation of small areas. A trial in a Mediterranean environment. Vegetatio 71: 3-11.

- Floret, C., Galan, M. J., Le Floch, E., Orshan, G. & Romane, F. 1990. Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient: tools for studying vegetation? *J. Veg. Sci.* 1: 71-80.
- Florida Forestry Information. 2016. Available in <http://www.freshfromflorida.com/Divisions-Offices/Florida-Forest-Service>.
- Fonseca, C. R., Overton, J. Mc. C., Collins, B. & Westoby, M. 2000. Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients. *J. Appl. Ecol.* 88: 964-977.
- Grace J. B., Safford, H. D. & Harrison, S. 2007. Large-scale causes of variation in the serpentine vegetation of California. *Plant Soil* 293: 121-132.
- Givnish, T. J. & Vermeij, G. J. 1976. Sizes and shapes of lianes leaves. *American Naturalist* 100: 743-778.
- Going, B. M., Hillerislambers, J. & Levine, J. M. 2009. Abiotic and biotic resistance to grass invasion in serpentine annual plant communities. *Oecologia* 159: 839-847.
- Goncalves, S. C.; Martins-Loucao, M. A. & Freitas, H. 2009. Evidence of adaptive tolerance to nickel in isolates of *Cenococcum geophilum* from serpentine soils. *Mycorrhiza* 19 (4): 221-230.
- Grime J. P., et al. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79: 259-281.
- Grime, J. P. et al. 2000. The response of two contrasting limestone grasslands to stimulated climate change. *Science* 289:762-765.
- Grime, J. P, Fridley J. D., Askew, A. P., Thompson, K., Hodgson, J. G. & Bennett, C. R. 2008. Long-term resistance to simulated climate change in an infertile grassland. *Pnas* 105: 10028-10032.
- Hall, J. L. 2002. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *J. Exp. Bot.* 53 (366): 1-11.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4, 1-9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.

- Hanes, Ted L. 1977. California Chaparral in Ecosystems of the world. VI: 11. Mediterranean-type shrublands. Elsevier Scientific publishing company. Amsterdam. Oxford. New York 1981.
- Hanes, T. L. 1981. California Chaparral. In: Di-Castri, F, Goodall, D. W & Specht, R. L. (Eds.). Mediterranean-Types Shrublands. Elsevier. Amsterdam. pp. 139-174.
- Harrison, S. P. 2013. Plant and Animal Endemism in California. University of California Press. Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/10.1525/j.ctt2jcbf0>
- Harrison S., Safford, H. D., Grace, J. B., Viers J. H. & Davies K. F. 2006. Regional and local species richness in an insular environment: serpentine plants in California. Ecol. Monogr. 76: 41-56.
- Harrison, S., Viers, J. H. & Quinn, J. F. 2000. Climatic and spatial patterns of diversity in the serpentine plants of California. Diversity and Distributions 6:153-16.
- Harrison, S. & Rajakaruna, N. 2011. Serpentine: The Evolution and Ecology of a Model System. 464 pp.
- Hellmers H., J. S. Horton, G. Juhren & O'Keefe, J. 1955. Root Systems of Some Chaparral Plants in Southern California Ecology. Ecological Society of America 36 (4): 667-678.
- Hendrick, R. L. & Pregitzer, K. S. 1992. The demography of fine roots in a northern hardwood forest. Ecology 73: 1994-1104. Rhizosphere Image Gallery. <http://ic.ucsc.edu/~wxcheng/wewu/index.html>
- Herrera, J. 1987. Biología reproductiva de algunas especies del matorral de Doñana. Anales Jard. Bot. Madrid 44(2): 483-497.
- Herrera, C. M. 1984. Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del Sur de España. Studia Oecologica 5: 7-34.
- Harrison, S., Viers, J. L., & Quinn, J. F. 2000. Climatic and spatial patterns of diversity in the serpentine plants of California: Diversity and Distributions 6: 153-161.
- Harrison, S., Safford, H. D., Grace, J. B., Viers, J. H. & Davies, K. F. 2006. Regional and local species richness in an insular environment: serpentine plants in California. Ecol. Monogr. 76: 41-56.

- Hooper, D. U. et al. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. In: Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P (Eds.). Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford University Press, Oxford, UK. pp. 195-208.
- Jenny, H. 1980. Soil genesis with ecological perspectives. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Jones, C. G. & Lawton, J. H. (Eds.). 1995. Linking species and ecosystems. Chapman and Hall. New York. New York. USA.
- Kazakou, P. G., Dimitrakopoulos, B., Reeves, R. D. & Troumbis, A. Y. 2008. Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: from species to ecosystem level. E. Biol. Rev.: 495-508.
- Keeley, J. E. & Soderstrom, T. J. 1986. Postfire recovery of chaparral along an elevational gradient in southern California. Southwest Natur. 31: 177-184.
- Keeley, J. E. 1991. Seed germination and life history syndromes in the California Chaparral. Bot. Rev. 57: 81-116.
- Keeley, J. E. 1992. Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. Ecology 73: 1194-1208.
- Keshet, M. A., Danin, A. & Orshan, G. 1990. Distribution of ecomorphological types along environmental gradients in Israel: 1. Renewal bud location and leaf attributes. Ecol. Mediterr. 16: 151-161.
- Klanderud, K. & Totland, O. 2005. Simulated climate change altered dominance hierarchies and diversity of an alpine biodiversity hotspot. Ecology 86: 2047-2054.
- Knoxville Creek California station. Available in <http://wrcc.dri.edu/weather/ucmc.html>.
- Kummerov, J, Krause, D., Jow, W. 1977. Root systems of Chaparral shrubs. Oecologia 29: 163-177.
- Kummerov, J. & Mangan, R. 1981 Root system in *Quercus dumosa* Nutt. dominated chaparral in southern California. Acta Oecol. 2: 177-188
- Kummerow, J. 1981. Structure of roots and root systems. In: Di Castri, F., Goodall, D. W., Specht, R. L. (Eds.). Mediterranean-type shrublands. Elsevier. Amsterdam. pp. 269-288.

- Krause, W. 1958. Andere Bodenspezialisten. Handb.Pflanzenphysiol. 4: 755-806.
- Kruckeberg, A.1954. The ecology of serpentine soils III. Plant species in relation to serpentine soils. Ecology. 35: 267–274.
- Kruckeberg, A. R. 1984. California serpentines: Flora, vegetation, geology, soils, and management problems. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Kruckeberg, A. 2002. Geology and plant life. University Press. Washington. 304 pp.
- Kruckeberg, A. R. 2006. Introduction to California Soils and Plants Serpentine, Vernal Pools, and Other Geobotanical Wonders. 296 pp.
- Lavorel, S., & Garnier, E. 2002. Predicting the effects of environmental changes on plant community composition and ecosystem functioning: revisiting the Holy Grail. Funct. Ecol. 16: 545-556.
- Le Roux, A., Kyriacou, X. L. & Orshan, G. 1984. The phenomorphology of selected plants in Mediterranean-type ecosystems of South Africa. Bull. Soc. Bot. Fr. 131: 441-450.
- List of the Mc Laughlin Reserve plants. 2014. Unpublished.
- Lloret, F., Verdú, M., Flores-Hernández, N. & Valiente Banuet, A. 1999. Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems; insights from an external biogeographical region, the Mexical shrubland. Am. J. Bot. 86: 1655-1661.
- Margaris, N. S. 1981. Adaptive strategies in plants dominating Mediterranean-type ecosystems. In: Di-Castri, F., Goodall, D. W. & Specht, R. L. (Eds.). Mediterranean-type shrublands. Elsevier. Amsterdam. pp. 309-315.
- Montserrat-Martí, G., Palacio, S. & Milla, R. 2004. Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. In: Valladares, F. (Ed.). Ecología del Bosque Mediterraneo en u n Mundo Cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid. pp. 129-162.
- McCann, K. S. 2000. The diversity-stability debate. Nature 405: 228-233.
- Macnair, M. R. 1983. The genetic control of copper tolerance in the yellow monkey flower *Mimulus guttatus*. Heredity 50: 283-93
- Martens, S. N & Boyd, R. S. 1994. The ecological significance of nickel hyperaccumulation: a plant chemical defense. Oecologia 98: 379-384.

- Mooney, H. A. & Dunn, E. L. 1970. Convergent evolution of Mediterranean climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* 24: 292-303
- Mooney, H. A., Parsons, D. J. & Kummerow, J. 1974. Plant development in Mediterranean climates. In: Lieth, H. (Ed.). *Phenology and seasonality modelling*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 255-267.
- Moser, A, Frank J, D'Allura, J. & Southwood, D. 2009. Ectomycorrhizal communities of *Quercus garryana* are similar on serpentine and nonserpentine soils. *Plant Soil* 315: 185-194.
- Navarro T., El Oualidi, J., Sghir Taleb, M., Pascual, V., Cabezudo, B. & Milla, R. 2010. Leaf patterns, leaf size and ecologically related traits in high Mediterranean mountain on the Moroccan High Atlas. *Plant Ecol.* 210: 275-290.
- Noble, I. R. & Gitay, H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *J. Veg. Sci.* 7: 329-336.
- Ornduff, R. 1974. *An Introduction to California Plant Life*. University of California Press. Berkeley and Los Angeles. 357 pp.
- Orshan, G. 1963. Seasonal dimorphism of desert and Mediterranean chamaephytes and its significance as a factor in their water economy. In: Rutter, A. J., Whitehead & F. H. (Eds.). *The water relations of plants*. Blackwell Sci. Pub.. London. pp. 207-222.
- Orshan, G. 1982. Monocharacter growth-form types as a tool in an analytic-synthetic study of growth forms in Mediterranean type ecosystems. A proposal for an inter-regional program. *Ecol. Mediterr.* 8: 159-171.
- Orshan, G. 1983. Approaches to the definition of Mediterranean growth forms. In: Kruger F.J. (Ed.). *Mediterranean type ecosystems: The role of nutrients*. Springer-Verlag, Berlin. New York. USA. pp. 86-100.
- Orshan, G. 1986. Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Ann. Bot.* 54: 7-37.
- Orshan G. (Ed.) 1989. *Plant phenomorphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 404 pp.

- Orshan, G., Le Roux, A. & Montenegro, G. 1984. Distribution of monocharacter growth form types in mediterranean plant communities of Chile, South Africa and Israel. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 131: 427-439.
- Palacio, S. & Montserrat-Martí, G. 2006. Comparison of the bud morphology and shoot growth dynamics of four species of Mediterranean subshrub growing along an altitudinal gradient. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 527-539.
- Palacio, S., Millard, P & Montserrat-Martí, G. 2006. Aboveground biomass allocation patterns within Mediterranean sub-shrubs: a quantitative analysis of seasonal dimorphism. *Flora* 201: 612-622.
- Palacio, S., Milla, R. & Montserrat-Martí, G. 2004. Renewal structures and shoot growth of three species of Mediterranean dwarf shrubs growing along an altitudinal gradient. In: Arianoutsou, M., Papanastasis, V. (Eds.). *Proceedings of the 10th MEDECOS Conference*. Rhodes, Greece. Millpress Science Publishers. Rotterdam. The Netherlands.
- Parkhurst, D. F. & Loucks, O. L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.* 60: 505-537.
- Parsons D. J. 1976. Vegetation structure in the Mediterranean scrub communities of California and Chile. *J. Ecol.* 64: 435-447.
- Pate, J. S., Dixon, K. W. & Orshan, G. 1984. Growth and life form characteristics of Kwongan species. In: Pate, J. S. & Burdus, J. S (Eds.): *Kwongan-Plant life in the sand plain*. University of Western Australia. pp. 84-100.
- Pérez Latorre A. V., Cabezudo, B., Navarro, T. & Nieto, J. M. 1995. Caracterización fenológica y ecomorfológica de alcornocales andaluces (Málaga, España). *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 554-560.
- Pérez-Latorre, A. V., Cabezudo, B. 2002. Use of monocharacteristic growth forms and phenological phases to describe and differentiate plant communities in Mediterranean-type ecosystems. *Plant Ecol.* 161: 231-249.
- Pérez-Latorre, A. V., Cabezudo, B. 2006. Phenomorphology and eco-morphological characters of *Rhododendron* lauroid forests in the Western Mediterranean (Iberian Peninsula, Spain). *Plant Ecol.* 187: 227-247.

- Pérez-Latorre, A. V., Gavira, O., Cabezudo, B. 2007. Ecomorphology and phenomorphology of Mediterranean heathlands (SW Iberian Peninsula). *Phytocoenologia*. 37: 239- 268
- Pérez Latorre, A. V., Gavira, O., Cabezudo, B. 2009. Phenomorphology and ecomorphological characters of *Maytenus senegalensis* L. shrublands in the Iberian Peninsula: a comparison with other Mediterranean plant communities. *Flora* 205: 200-210.
- Pérez Latorre, A. V., Hidalgo-Triana, N. & Cabezudo, B. 2013. Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin. *Anales Jard. Bot. Madrid* 70 (1): 62-71.
- Pérez-Harguindeguy N. A, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian J. Bot.* 61: 167-234
- Pierce, S. M. 1984. A synthesis of plant phenology in the fynbos biome. South African National Scientific Programmes Report 88. CSIR. Pretoria. 62 pp.
- Proctor, J. & Woodell, S. R. J. 1975. The ecology of serpentine soils. *Adv. Ecol. Res.* 9: 255-366.
- Rivas-Martínez, S. 1996-2009. Centro de Investigaciones Fitosociológicas. CIF [Online] Disponible en: <http://www.globalbioclimatics.org> [Último acceso mayo 2013]
- Romane, F. 1987. Efficacité de la distribution des formes de croissance pour l'analyse de la végétation à l'échelle régionale. D Thèse Docteurés science. Marseille.
- Roberts, B. A. & Proctor, J. 1992. The ecology of areas with serpentinized rocks. A world view. Kluwer academic publishers. Dordrecht.
- Rodríguez-Gallego, C., Navarro, T. & Meerts, P. 2015. A comparative study of leaf trait relationships in coastal dunes in southern Spain. *Plant Ecol. Evol.* 148 (1): 57-67.
- Rune, O. 1953. Plant life on serpentines and related rocks in the North of Sweden. *Acta Phytogeog. Suecica* 31: 1-139.
- Schechter S. P., Bruns T. D. 2008. Serpentine and non-serpentine ecotypes of *Collinsia sparsiflora* associate with distinct arbuscular mycorrhizal fungal assemblages. *Mol Ecol.* 17(13): 3198-210.

- Schulze, E. D. & Mooney, H. A. 2012. Biodiversity and Ecosystem Function. Science. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 525 pp.
- Safford H. & Harrison, H. 2004. Fire effects on plant diversity in serpentine vs. sandstone Chaparral. *Ecology* 85 (2): 539-548.
- Safford H., Viers, J. H., & Harrison, S. P. 2005. Serpentine endemism in the California Flora. A database of serpentine affinity *Madroño* 52 (4): 222-257.
- Sánchez-Mata D., Rodríguez-Rojo, D., M. P. & Barbour, M. G. 2004. California ultramafic vegetation: diversity and phytosociological survey. In: Boyd, R. S., Baker, A. J. M. & Proctor, J. (Ed.). *Ultramafic rocks: their soils, vegetation and fauna*. Science Reviews. St. Albans. United Kingdom. CH. pp. 177-181.
- Sawyer, J. O., Keeler - Wolf, T. & Evens, J. M. 2009. A manual of California vegetation, 2nd edition. California Native Plant Society. Sacramento, CA. 1300 pp.
- Smith S. E., Facelli E., Pope S. & Smith, F. A. 2010. Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. *Plant Soil* 326: 3-20.
- Schimper, A. F. W. 1903. *Plant geography upon a physiological basis*. Oxford: Oxford University Press.
- Smith R. A. H. & Bradshaw, A. D. 1979. The Use of Metal Tolerant Plant Populations for the Reclamation of Metalliferous Wastes. *J. App. Ecol.* 16 (2): 595-612.
- Springer, Y. P. 2007. Clinal resistance structure and pathogen local adaptation in a serpentine flax-flax rust interaction. *Evolution* 61: 1812-22.
- Tibbetts, R. A., and Smith, J. A. C. 1992. Vacuolar accumulation of calcium and its interaction with magnesium availability. In: Baker, A. J. M., Proctor, J. & Reeves, R. D. (Eds.). *The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils*. Proceedings of the First International Conference on Serpentine Ecology Intercept, Andover. UK. pp. 367-73.
- Tilman, D. & Downing, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- USDA forest service: Available in
<http://www.fs.fed.us/database/feis/plants/shrub/erical/all.html>.

- University of California. 2003. McLaughlin Natural Reserve Web site. <http://nrs.ucdavis.edu/McL/> University of California, Davis Natural Reserve System. Natural History of the McLaughlin Reserve: Napa, Lake, and Yolo Counties, California 2nd Edition.
- Vogl, R. J., Armstrong, W. P., White, K. L. & Cole, K. L. 1988. The closed-cone pines and cypresses. In Barbour, M. G. & Major J. (Eds.). Terrestrial vegetation of California. California Native Plant Society, Sacramento. California, USA. pp 295-358.
- Vogl, R. J. 1977. Fire frequency and site degradation. In: Proceedings of the Symposium on the Environmental Consequences of Fire and Fuel Management in Mediterranean ecosystems. Usda Forest Service. Pacific Southwest Forest and range Experiment Station, Gen. Techn. Rep. WO-3. pp. 151-162.
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.* 6:18-23.
- Walker, B., Kinzig, A. & Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- Wang, A. S., Angle, J. S., Chaney, R. L., Delorme, T. A., & Reeves, R. D. 2006. Soil pH effects on uptake of Cd and Zn by *Thlaspi caerulescens*. *Plant Soil* 281 (1-2): 325-337.
- Westman, W. E. 1981. Seasonal dimorphism of foliage in Californian coastal sage scrub. *Oecologia* 51: 385-388.
- Whittaker, R. H. 1954. The ecology of serpentine soils. *Ecology* 35: 258-288.
- Woodward, F.I. & Cramer, W. (Eds.). 1996. Plant functional types and climatic change. *J. Veg. Sci.* 7: 305-430.
- Urban, A., Puschenreiter, M., Strauss, J. & Gorfer, M. 2008. Diversity and structure of ectomycorrhizal and co-associated fungal communities in a serpentine soil. *Mycorrhiza* 18: 339-354.

Appendice I.- Inventory.

Number:	8	Date:	08/09/2014
Locality:	Knoxville area, Mc Laughling Reserve, California, USA.		
UTM:	10S 550330,97 m E / 4300892.47 m N		
Litology	Serpentine		
Altitude (m):	619	Area (m²):	250
Cobert (%)	80	<°:	15
Veg. height (cm):	200	Or:	SW
Ecology:	Slope and rocky site.		
Comunity:	Chaparral with <i>Cupressus</i> sp. (<i>Hesperocyparis</i>)		
Taxa		Index	
<i>Pinus sabiniana</i>		+	
<i>Hesperocyparis sargentii</i>		+	
<i>Hesperocyparis macnabiana</i>		1	
<i>Garrya congdonii</i>		+	
<i>Fremontodendron californicum</i>		1	
<i>Quercus durata</i>		3	
<i>Heteromeles arbutifolia</i>		2	
<i>Ceanothus jepsonii</i>		2	
<i>Arctostaphylos viscida</i>		3	
<i>Melica torreyana</i>		1	
<i>Eriodictyon californicum</i>		1	
<i>Galium porrigens</i>		+	
<i>Adenostoma fasciculatum</i>		+	
<i>Galium andrewsii</i> subsp. <i>andrewsii</i>		+	
<i>Pickeringia montana</i>		+	
<i>Frangula californica</i>		(+)	
<i>Castilleja foliolosa</i>		+	
<i>Monardella viridis</i>		(+)	

Appendice II.- Voucher specimens of the studied species (stored in the MGC Herbarium).

Herbarium N	Taxa	Country	Site	UTM	Height	Habitat
79826	<i>Frangula californica</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Entre Dunnigan Hill Road y Shooting Range.	10S 550660 4300892	668	Serpentinas
79827	<i>Quercus durata</i> var. <i>durata</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Coyote Hill.	10S 459760 4302622	682	Serpentinas
79828	<i>Garrya congdonii</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Coyote Hill.	10S 459760 4302622	682	Serpentinas
79829	<i>Arctostaphylos viscida</i> subsp. <i>viscida</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Coyote Hill.	10S 459760 4302622	682	Serpentinas
79831	<i>Rhamnus ilicifolia</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Coyote Hill.	10S 459760 4302622	682	Serpentinas
79832	<i>Umbellularia californica</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Coyote Hill.	10S 459760 4302622	668	Serpentinas
79833	<i>Heteromeles arbutifolia</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Coyote Hill.	10S 459760 4302622	682	Serpentinas
79834	<i>Cercocarpus betuloides</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Coyote Hill.	10S 459760 4302622	682	Serpentinas
79835	<i>Ceanothus jepsonii</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Entre Dunnigan Hill Road y Shooting Range.	10S 550660 4300892	668	Serpentinas
79836	<i>Galium porrigens</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Entre Dunnigan Hill Road y Shooting Range.	10S 550660 4300892	668	Serpentinas
79837	<i>Hesperocyparis macnabiana</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Alrededores de Dunnigan Hill Road.	10S 550815 4301015	668	Serpentinas
79838	<i>Eriodictyon californicum</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Entre Dunnigan Hill Road y Shooting Range.	10S 550660 4300892	668	Serpentinas
79839	<i>Adenostoma fasciculatum</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Entre Dunnigan Hill Road y Shooting Range.	10S 550660 4300892	668	Serpentinas
79843	<i>Pickeringia montana</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Entre Dunnigan Hill Road y Shooting Range.	10S 550660 4300892	619	Serpentinas
79844	<i>Castilleja foliolosa</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Alrededores de Dunnigan Hill Road.	10S 549507 4300701	658	Serpentinas
79845	<i>Galium andrewsii</i> subsp. <i>andrewsii</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Entre Dunnigan Hill Road y Shooting Range.	10S 550660 4300892	668	Serpentinas
79847	<i>Fremontodendron californicum</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Entre Dunnigan Hill Road y Shooting Range.	10S 550660 4300892	619	Serpentinas
79848	<i>Monardella viridis</i>	USA	California. McLaughlin natural reserve. Entre Dunnigan Hill Road y Shooting Range.	10S 550660 4300892	668	Serpentinas

Appendice III.- Functional traits.

Characters describing the above-ground shoot system: Orshan, 1986; Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2010

I Location of renewal buds

- 1.- Terophytes.
- 2.- Cryptophytes.
- 3.- Hemicryptophytes.
- 4.- Chamaephytes.
- 5.- Phanerophytes.
- 6.- Amphiphytes.

II Organs periodically shed

1. Whole plant shedders.
2. Branch shedders:
 - a) Basipetally dying branch shedders.
 - b) Acropetally dying branch shedders.
3. Leaf shedders: plants periodically shedding only their leaves and inflorescences. These are mainly trees and tall shrubs.

III Plant height

1. ≤ 10 cm.
2. 20-25 cm.
3. 25-50 cm.
4. 50-100 cm.
5. 1-2 m.
6. 2-5 m.
7. 5-10 m.
8. 10-20 m.
9. > 20 m.

IV Crown diameter

1. < 10 cm.
2. 10-25 cm.
3. 25-50 cm.
4. 50-100 cm.
5. 1-2 m.
6. 2-5 m.
7. 5-10 m.
8. > 10 m.
9. Meaningless.

V Canopy density in %

1. < 10 %
2. 10-25 %
3. 25-50 %
4. 50-75 %
5. 75-90 %

6. < 90 %
7. Meaningless.

Anatomical characters

VI Stem consistency

1. Holoxyles.
2. Semixyles.
3. Axyles.

VII Bark Density

1. Smooth.
2. Fibrous.
3. Flaky.
4. Papery
5. Horny.
6. Corky.
7. Fringed.
8. Fluted.

VIII Bark thickness in mm

1. < 2 mm.
2. 2-5 mm.
3. 5-10 mm.
4. 10-20 mm.
5. 20-50 mm.
6. > 50 mm.
7. None.

IX Bark shedding rhythm

1. After 1 year.
2. After 2-5 years.
3. After more than 5 years.
4. None.

X Spinescence

1. Stems
2. Leaves
3. Stems + Leaves
4. Absent

Characters describing the photosynthetic organs

XI Leaf size in cm² –larger and smaller leaves

1. Subleptophyll: $< 0,10$ cm²
2. Leptophyll: $0,10-0,25$ cm²
3. Nanophyll: $0,25-2,25$ cm²
4. Nano-microphyll: $2,25-12,25$ cm²
5. Microphyll: $12,25-20,25$ cm²
6. Micro-mesophyll: $20,25-56,25$ cm²
7. Mesophyll: $56,25-180,25$ cm²

8. Macrophyll: 180,25-1640,25 cm²
9. Megaphyll: >1640,25 cm²

Leaf size is measured smaller leaves using the same categories.

XII Length of photosynthetic organs in cm-larger and smaller leaves, and photosynthetic stems

1. < 1cm.
2. 1-2 cm.
3. 2-5 cm.
4. 5-10 cm.
5. 10-20 cm.
6. 20-50 cm.
7. >50 cm.
8. None.

Length is measured smaller leaves and photosynthetic stems, using the same categories.

XIIla Width of photosynthetic organs in mm-larger leaves

1. <1 mm.
2. 1-2 mm.
3. 2-3 mm.
4. 3-5 mm.
5. 5-10 mm.
6. 10-20 mm.
7. 20-50 mm.
8. > 50 mm.
9. None.

XIIlb Width of photosynthetic organs in mm-smaller leaves

1. <1 mm.
2. 1-2 mm.
3. 2-3 mm.
4. 3-5 mm.
5. 5-10 mm.
6. 10-20 mm.
7. 20-50 mm.
8. > 50 mm.
9. None.

XIIlc Width of photosynthetic organs in mm

1. <1 mm.
2. 1-2 mm.
3. 2-3 mm.
4. 3-5 mm.
5. 5-10 mm.
6. 10-20 mm.

7. 20-50 mm.
8. > 50 mm.
9. None.

XIV Leaf color and/or assimilating stems color

1. All green.
2. All glaucous.
3. All white.
4. Brown or red.
5. Transparent.
6. Bicolor- green and white.
7. Bicolor- glaucous and white.
8. Other bicolored leaves.
9. Brown and green
10. None.

XV Leaf angle

1. Mainly horizontal.
2. Mainly vertical.
3. All transitions between horizontal and vertical.
4. None.

XVI Leaf tomentosity

1. Non hairy leaves.
2. Leaves with only their lower side hairy.
3. Leaves with only their upper side hairy.
4. Hairy leaves on both sides.
5. None.

XVII Leaf consistency

1. Malacophyll.
2. Semi-sclerophyll.
3. Sclerophyll.
4. Semi-succulent.
5. Water-succulent.
6. Resin-succulent.
7. None.

XVIII Surface resins

1. Present.
2. Absent.

XIX Leaf area / Assimilating stem area-ratio

1. ∞ (no assimilating stems).
2. ∞ to -1.
3. ∞-1.
4. 1-0.
5. 0 (no leaves).

Characters describing below-ground organs

XX Morphology of root system

1. Tap root.
2. Horizontal root.
3. Vertical-horizontal roots.
4. Hemispheric roots.
5. Netted roots.

XXI Depth of root system

1. <10 cm.
2. 10-25 cm.
3. 25-50 cm.
4. 50-100 cm.
5. 1-2 m.
6. 2-5 m.
7. >5 m.
8. None.

XXII Spread of root system

1. <10 cm.
2. 10-25 cm.
3. 25-50 cm.
4. 50-100 cm.
5. 1-2 m.
6. 2-5 m.
7. >5 m.
8. None.

XXIII Root modification

1. Fleshy roots.
2. Tubers.
3. Water storing woody roots.
4. Sucker bearing roots.
5. Stilt roots.
6. Contractile roots.
7. None.

XXIV Rootlet modification

1. Sand binding rootlets.
2. Dauciform (Cyperoid).
3. Proteoid roots.
4. Restioid roots.
5. Mycorrhizal roots.
6. Root nodules like those of the leguminosae.
7. Beaded short roots.
8. None.

XXV Morphology of underground stems

1. Rhizomes.
2. Rhizodes.
3. Subols
4. Stem tubers
5. Bulbs

Characters describing longevity and seasonality

XXVI Life duration of plant in years

1. <1.
2. 1 - 2.
3. 2- 5.
4. 5 - 25.
5. 25 - 50.
6. 50 - 100.
7. > 100.

XXVII Life duration of leaves in months – larger leaves

1. <6.
2. 6 - 14.
3. 14-26.
4. 26 -38.
5. 38-50.
6. 50-62.
7. >62.

Life duration is calculated for smaller leaves and for assimilating stems.

XXVIII Life duration of assimilating stems in years

1. <1.
2. 1-2.
3. 2-3.
4. 3-5.
5. >5.
6. None.

XXIX Seasonality of assimilating organs

1. Evergreen “without shedding of organs”.
2. Winter deciduous.
3. Summer deciduous.
4. Winter partial deciduous: plants shedding partially their green organs in winter.
5. Summer partial deciduous: plants shedding partially their green organs in summer.

XXX Main season of shoot growth*

1. Spring.
2. Summer.
3. Autumn.
4. Winter.
5. Bi- or multi-seasonal.

*Data obtained from voucher specimens

XXXI Main flowering season*

1. Spring.
2. Summer.
3. Autumn.
4. Winter.
5. Bi- or multi-seasonal.

* Data obtained from voucher specimens.

Characters describing regeneration, multiplication and trophism

XXXII Vegetative multiplication

1. By above-ground organs.
2. By below-ground organs.
3. By root/shoot splitting.
4. None.

XXXIII Vegetative regeneration after fire

1. Plant killed.
2. Plants regenerating from epicormic buds below ground.
3. Plant regenerating from epicormic buds above ground.
4. Plants regenerating from non-epicormic buds below ground.
5. Plants regenerating from non-epicormic buds above ground.
6. Regeneration by seeds only.

XXXIV Trophic types

1. Autotrophic only.
2. N-fixing synthesizers.
3. Saprophytes.
4. Stem semi-parasites.
5. Root semi-parasites.
6. Stems and leaf parasites.
7. Root parasites.
8. Carnivorous plants.

XXXV Fruit type

1. Dried.
2. Fleshy.

XXXVI Branch type (Margaris, 1981, Orshan, 1989)

1. Only dolichoblast*
2. Only brachyblast**
3. Both types.

* Long branch: longer than 3 cm.

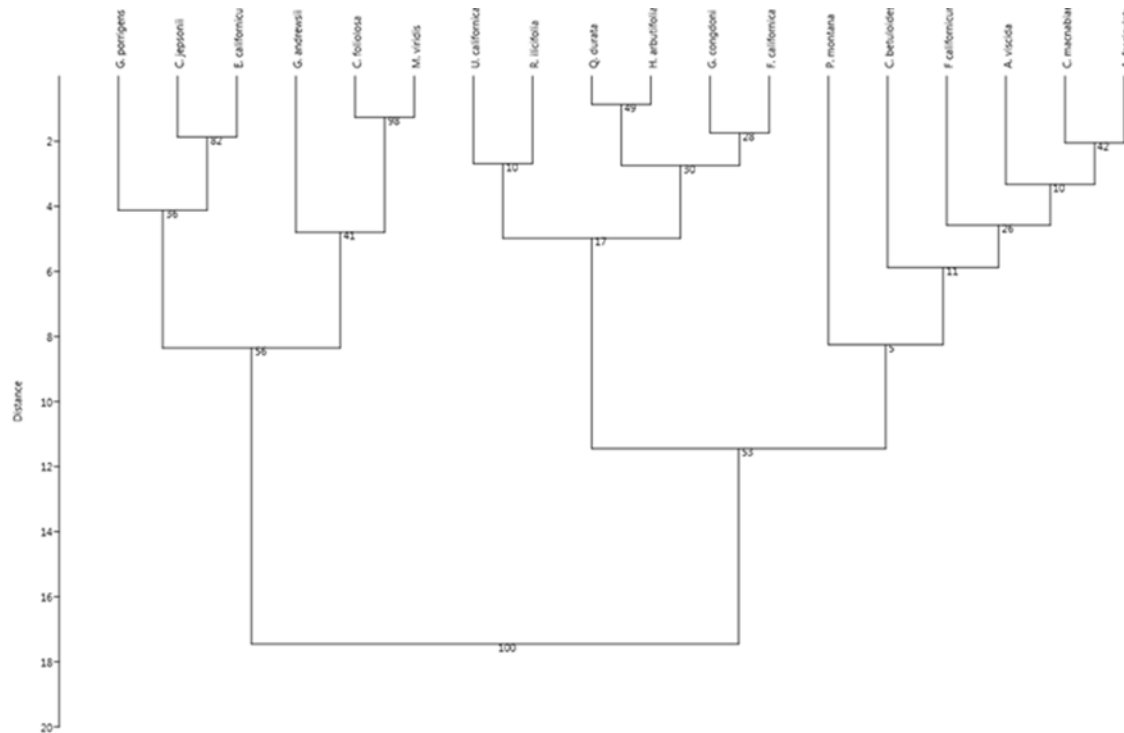
** Short branch: shorter than 3 cm.

XXXVII Morphology of aerial part

1. Trees.
2. Shrubs.
3. Woody scrubs.
4. Herbaceous scrubs.
5. Climbers and scramblers.
6. Epiphytic.
7. Parasite.

Appendice IV.- Table and dendrogram of functional groups.

A) Diagram of the cluster analysis: dendrogram



B) Table of Functional Groups

Taxa / Functional traits	Location of renewal buds	Plant height	Crown diameter	Canopy density	Spinescence	Leaf size larger leaves	Leaf size smaller leaves	Leaf tomentosity	Leaf area/Assimilating stem area:ratio	Depth of root	Spread of root system	Vegetative regeneration after	Branch type	Morphology of aerial part	Functional Groups (FG's)
	RB	H	CD	DC	S	LSD	LSB	T	PS	DR	SR	F	BT	M	
<i>E. californicum</i>	Ch	25-50	10-25	10-25	Absent	2.25-12.25	0.25-2	Non tomentose	=	25-50	<10	Seeder and resprout from rhizome	Dolichoblast and brachyblast	Scrub	FG 1: Camophytes non hairy or lower hairy, with brachyblast and dolichoblast. But <i>G. porrigens</i> only has dolichoblaste and it could be in another subgroup.
<i>C. jepsonii</i>	Ch	50-100	50-100	50-75	Absent	0.25-2.25	0.25-2.25	Lower side tomentose	=	25-50	10-25	Seeder	Dolichoblast and brachyblast	Scrub	
<i>G. porrigens</i>	Ch	10-25	<10	<10	Absent	0.1-0.25	-	Non tomentose	=	10-25	<10	By below ground buds	Dolichoblast	Scrub	
<i>G. andrewsii</i>	Ch	<10	10-25	>90	Leaves	0.1-0.25	-	Non tomentose	=	10-25	<10	By below ground	Dolichoblast	Scrub herbaceous	FG 2: Chamephytes with dolichoblast and brachyblast. <i>G. andrewsii</i> could be separated in a subgroup by spinescence on leaves and only has dolichoblast.
<i>C. foliolosa</i>	Ch	10-25	10-25	>90	Absent	0.25-2.25	0.1-0.25	Tomentose on both sides	=	10-25	10-25	By below ground	Dolichoblast, brachyblast	Scrub	
<i>M. viridis</i>	Ch	<10	10-25	50-75	Absent	0.25-2.25	<0.1	Tomentose on both sides	=	10-25	10-25	By below ground	Dolichoblast and brachyblast	Scrub	
<i>H. arbutifolia</i>	Ph	2-5	2-5	>90	Absent	12.25-20.25	-	Tomentose on both sides	=	1-2	<10	By below ground buds	Dolichoblast	Shrub	FG 3: Phanerophytes, mainly with dolichoblast only (except <i>R. ilicifolia</i>) and all of them have tap root
<i>R. ilicifolia</i>	Ph	1-2	1-2	>90	Absent	0.25-2.25	0.25-2.25	Non tomentose	=	50-100	<10	By below ground	Dolichoblast and brachyblast	Shrub	
<i>G. condonii</i>	Ph	2-5	2-5	75-90	Absent	2.25-12.25	None	Tomentose on both sides	=	50-100	<10	By below ground	Dolichoblast	Shrub	
<i>U. californica</i>	Ph	2-5	1-2	75-90	Absent	2.25-12.25	None	Non tomentose	=	1-2	<10	Seeder and resprout	Dolichoblast	Shrub	
<i>Q. durata</i>	Ph	1-2	5-10	>90	Absent	2.25-12.25	-	Tomentose on both sides	=	1-2	<10	Epicormic buds below ground	Dolichoblast	Shrub	
<i>F. californica</i>	Ph	50-100	1-2	25-50	Absent	2.25-12.25	-	Lower side tomentose	=	50-100	<10	By below ground	Dolichoblast	Shrub	FG 4: Amphiphyte
<i>C. betuloides</i>	Am	1-2	1-2	50-75	Absent	Without leaves	0.25-2.25	Tomentose on both sides	=	1-2	10-25	By below ground (rhizome) and root crown	Brachyblast	Shrub	
<i>P. montana</i>	Am	1-2	25-50	25-50	Stems	0.25-2.25	-	Non tomentose	= a 1	1-2	10-25	By below ground (rhizome) and adventitious-bud root crown	Dolichoblast	Shrub	FG 5: Amphiphyte but with spinescence and photosynthetic stems
<i>A. viscida</i>	Ph	1-2	1-2	75-90	Absent	2.25-12.25	-	Non tomentose	=	50-100	50-100	Seeder	Dolichoblast	Shrub	
<i>F. californicum</i>	Ph	2-5	1-2	50-75	Absent	2.25-12.25	0.25-2.25	Tomentose on both sides	=	25-50	50-100	Seeder and resprout with adventitious-bud root crown/soboliferous species root sucker	Dolichoblast and brachyblast	Shrub	FG 6: Phanerophytes with horizontal and vertical root, without vegetative regeneration after fire but are seeder. In this group, there are little subgroups which are differentiated in order to the presence of brachyblast, because the majority of the phanerophytes have not brachyblasts.
<i>H. macnabiana</i>	Ph	2-5	2-5	75-90	Absent	<0.1	-	Lower side tomentose	=	25-50	1-2	Seeder	Dolichoblast	Shrub	
<i>A. fasciculatum</i>	Ph	1-2	1-2	75-90	Absent	None	0.25-2.25	Upper side tomentose	=	25-50	50-100	Seeder and resprout	Brachyblast	Shrub	



Capítulo 4

Tipos funcionales del matorral serpentinícola Sur-Ibérico y del Chaparral de California

Capítulo 4

Tipos funcionales del matorral serpentínica Sur-Ibérico y del Chaparral de California

1. Introducción

La fenología es uno de los principales componentes de la adecuación (adaptaciones, “fitness”) de las plantas al medio (O’Neill, 1997). El conocimiento de la fenología de las plantas es primordial para comprender la **dinámica de las comunidades**, ya que puede tener muchas implicaciones en la **estructura de la comunidad**, sus **funciones** y su **capacidad de regeneración** (Floret et al., 1987, 1990).

Aunque hay muchos estudios de fenología a nivel de especies, hay muchas evidencias de que adoptar perspectivas de estudio a nivel de comunidad es vital para comprender la respuesta de la vegetación a las variaciones ambientales. El **grado de sincronía entre individuos** podría determinar la duración de las **fenofases a nivel de población**, mientras que el grado de sincronía entre especies puede ser considerado como una medida de diversidad fenológica (Gentry, 1974; Sakai, 2001). Comprender dicho funcionamiento puede ser muy útil para determinar cómo pueden actuar las plantas ante posibles impactos o perturbaciones, como el cambio climático o la antropización de los territorios, que pueden alterar la sincronía de las interacciones entre especies (Inouye & Amy, 2012).

Junto con los estudios de fenología (Orshan, 1989) a nivel de comunidad, también pueden aplicarse los estudios de ecomorfología (Orshan, 1986) a las comunidades vegetales. Ambos pueden ser incluidos bajo la amplia denominación de **tipos funcionales** (Box, 1987) **de la vegetación**. Éstos pueden ser muy útiles para **catalogar la vegetación** (Nemani & Runnig, 1996; Floret et al., 1987), **relacionar la vegetación**

con parámetros climáticos (Box, 1996) o predecir su **dinamismo** (Noble & Gitay, 1996; Woodward & Diament, 1991), entre otras múltiples aplicaciones.

En general, hay pocos estudios fenológicos a nivel de comunidad (Herrera, 1986). En el caso de la **vegetación mediterránea**, la metodología ha sido aplicada a diversas regiones Mediterráneas en distintas zonas del planeta incluyendo Australia (Pate et al., 1984), Chile (Orshan et al., 1984; Montenegro et al., 1989), Francia (Floret et al., 1987, 1990; Romane, 1987), Israel (Danin & Orshan, 1990; Keshet et al., 1990), Sudáfrica (Le Roux et al., 1989) y España (Cabezudo et al., 1992, 1993; Caritat et al., 1997; Navarro & Cabezudo, 1998; Guárdia et al., 1998; Castro Díez & Montserrat-Martí, 1998; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002, 2006; Pérez Latorre et al., 1995, 2001, 2007; 2010). Esta gran cantidad de estudios en el Mediterráneo, no sólo ofrece la comparación entre ecosistemas vegetales, sino que permite describirlos como una función de los tipos ecomorfológicos y fenomorfológicos y comprobar su relación con el clima (Orshan, 1989; Floret et al., 1987, 1990).

La **Península Ibérica** es un territorio que cuenta con una gran cantidad de estudios fenológicos de la vegetación a partir de que Pérez Latorre & Cabezudo (2002), propusieran una síntesis de los métodos propuestos por Orshan (1986, 1989). Dicha metodología ha sido aplicada a diversas comunidades vegetales mediterráneas en España: alcornocales y jarales (Pérez Latorre & Cabezudo; 2002), ojaranzales (Pérez Latorre & Cabezudo, 2006), brezales (Pérez Latorre et al., 2007) y matorrales semiáridos de *Maytenus senegalensis* (Pérez Latorre et al., 2010). De todos estos estudios, se observan claras distinciones a nivel de tipo funcional entre todas las formaciones y, por tanto, una alta variedad fenológica que a veces puede no concordar con el clima Mediterráneo (Herrera, 1986; Milla et al., 2009).

A nivel fenológico, los ecosistemas mediterráneos de los pisos bioclimáticos termomesomediterráneo (Rivas-Martínez, 2002) estudiados hasta el momento, muestran que la **prefloración / floración** tienen lugar generalmente en la primavera, coincidiendo con las condiciones climáticas más favorables para la vegetación (alto contenido hídrico en el suelo y buenas temperaturas) (Herrera, 1986; Arroyo, 1990; Guárdia et al., 1998; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; Tébar et al., 2004; Pérez Latorre et al., 2007). Muchos autores han señalado una segunda floración durante la estación otoñal (Pérez Latorre &

Cabezudo, 2002), aunque este fenómeno no ha sido muy observado para ecosistemas Mediterráneos de la Península (Laguna, 1995). El solape progresivo de floraciones permite que, en cotas bajas, la mayoría de comunidades posean alguna especie en floración en cualquier época del año (Arroyo, 1990; Herrera, 1987, 1992), pero la presencia de la floración en la primavera, podría responder a la mayor visita de insectos polinizadores en esta época (Herrera, 1986; Aronne & Wilcock, 1997). Además de estos picos señalados de floración, también pueden existir especies en el matorral Mediterráneo con floración invernal, como por ejemplo *Ulex parviflorus* o *Erica multiflora* (Laguna et al., 1995; Cabezudo et al., 1993). El resto de fenofases reproductivas siguen a la floración y pueden llegar hasta el otoño-invierno, como es el caso de la dispersión, que aprovecha la nueva entrada de agua al ecosistema con las lluvias otoñales. Aunque también es posible que la dispersión de frutos secos no tenga lugar inmediatamente después de la fructificación. A este fenómeno se le conoce como dispersión detenida y se ha observado en algunas especies, la mayoría pertenecientes a las familias Cistaceae y Lamiaceae (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002).

Muchos estudios indican que, en áreas de montañas mediterráneas, las plantas suelen poseer una única época de **crecimiento** anual coincidente con el pico floral. En áreas más térmicas, como el litoral, existe la posibilidad de dos óptimos: uno en primavera y otro en otoño (Cabezudo et al., 1993; Laguna et al., 1995). Además, en función del tipo de ramas que tengan las plantas (dolicoblastos y/o braquiblastos), el crecimiento puede darse en diferentes momentos. Los estudios existentes hasta el momento indican que, el crecimiento de las ramas de los dolicoblastos suele coincidir con la estación de la primavera, pero el crecimiento de los braquiblastos suele ser un crecimiento más continuado a lo largo del tiempo (Palacio et al., 2006). Aunque en los ecosistemas Mediterráneos más termófilos pueden darse eventos de crecimiento en el invierno o el otoño, al igual que puede ocurrir con la floración (Kummerow et al., 1981; Mooney & Kummerow, 1981; Kummerow, 1983; Navarro & Cabezudo, 1998; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; Pérez Latorre et al., 2007).

Una característica bastante patente en todos los ecosistemas Mediterráneos estudiados hasta el momento es la **dureza del verano**. La mayoría de las fenofases, especialmente las de crecimiento (Arroyo, 1990), evitan dicha estación. Además, las especies Mediterráneas se **desprenden de una gran cantidad de hojas** en respuesta a

la aridez veraniega (Halevy & Orshan, 1973; Martin & Escarre, 1980; Hoffman & Walker, 1980; Montenegro, 1987; Pereira et al., 1987; Navarro & Cabezudo, 1998; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; Pérez Latorre et al., 2007), siguiendo la estrategia apuntada por Navarro & Cabezudo (1998) de **semidecuidad de verano**.

Todos estos patrones generales, pueden verse modificados, contribuyendo a la alta variedad fenológica señalada anteriormente. Por ejemplo, los patrones fenofásicos son muy dependientes de la **altitud** y por tanto, fenofases como la floración se **retrasan** con la altitud (Vera, 1995; Herrera, 1986, 1987) y pueden verse afectados por las bajas temperaturas en el resto del año (Arroyo, 1990). Para comprobar esta idea, en este trabajo se ha estudiado la fenología de las comunidades serpentínicas Sur-Ibéricas en dos parcelas de estudio emplazadas a diferentes altitudes (pisos bioclimáticos diferentes) para testar si realmente existen esas diferencias en este tipo de ecosistemas, o es más determinante el carácter hostil del suelo.

En general, los **estudios ecomorfológicos a nivel de comunidad** también son escasos. Algunos ejemplos de este tipo de estudios son de Montenegro (1986), y los señalados anteriormente para la Península Ibérica, que además de incluir la fenología de las comunidades, incluyen un estudio ecomorfológico de las mismas. Estos trabajos arrojan ideas como la importancia de las **yemas de renuevo** (Raunkiaer, 1904, 1934) para la supervivencia. En el caso de los ecosistemas Mediterráneos, los caméfitos o matas, denominados también “subshrubs”, son los que pueden vivir en suelos poco desarrollados, con importantes estreses ambientales o sujetos a frecuentes perturbaciones en los cuales los fanerófitos y árboles de mayor talla son incapaces de vivir (Palacio & Montserrat-Martí, 2006). Esto nos lleva a mencionar la estrategia funcional que algunos de éstos poseen, conocida como **dimorfismo estacional** (Palacio et al., 2006). Dicha estrategia consiste en una alternancia de ramas largas (dolicoblastos) y cortas (braquiblastos) a lo largo del año, que resulta en una gran oscilación de la biomasa fotosintética a lo largo del ciclo estacional, gracias a la presencia de los dos tipos de ramas. Esto les permite presentar el máximo foliar durante la primavera, que es cuando los dolicoblastos se elongan y el mínimo de biomasa verde durante el verano o el invierno, se corresponde con la presencia de braquiblastos, que tienen hojas más pequeñas con una menor capacidad fotosintética. Por tanto, la estrategia ecológica de estas plantas es: presentar baja biomasa transpirable durante la época del verano.

Probablemente la presencia de esta estrategia junto a algunas otras, como la presencia de un elevado grado de **tomentosidad**, **espinescencia**, **grandes raíces** o **sistemas radiculares verticales / horizontales** les pueda ayudar a sobrevivir a la dureza del verano mediterráneo (Pérez Latorre et al., 2002).

Hasta el momento, no se ha realizado una clasificación funcional de las comunidades vegetales de tipo matorral mediterráneo sobre serpentininas. Por ello, continuando esta línea de investigación, hemos realizado el estudio de este ecosistema vegetal en el sur de la Península Ibérica, un tipo de vegetación de gran interés ecológico puesto que ha de albergar caracteres funcionales derivados de la **adaptación** a las especiales características de los **suelos serpentínicos** (Rune, 1953; Kruckeberg, 1954, 2002; Whittaker, 1954; Krause, 1958; Ornduff, 1974; Proctor & Woodell, 1975; Brooks, 1987; Roberts & Proctor, 1992; Baker et al., 1992). Entre los caracteres funcionales que se evidencian en la evolución de los serpentinófitos se pueden encontrar **cambios en el momento de la floración** (divergencia fenológica) (MacNair & Gardner, 1998) debidos al aislamiento poblacional, junto con una serie de caracteres funcionales **morfológicos** (**serpentinomorfosis**, Pichi-Sermolli, 1948), **acumulación de metales a nivel de raíz**, y por tanto, limitación del crecimiento y de la penetración en el suelo de la raíz y adaptaciones ante el recurrente **fuego** en el ecosistema mediterráneo (Mooney & Dunn, 1970; Antonovics et al., 1971; Parsons, 1976; Smith & Bradshaw, 1979; Macnair, 1983; Kruckeberg, 1984; Baker, 1987; Brooks, 1987; Tibbets & Smith, 1992; Fonseca et al., 2000; Safford & Harrison, 2004; Brady et al., 2005; Kazakou et al., 2008; Harrison & Rajakaruna, 2011; Adamidis et al., 2014). La aplicación de esta metodología a los matorrales serpentinícolas del Sur de la Península Ibérica servirá para comprobar todas estas asunciones y es el principal objetivo de este capítulo.

Asumiendo la similitud que debe de haber con la vegetación que vive en otras áreas de sustrato serpentínico y con clima Mediterráneo, se ha hecho un estudio **ecomorfológico** de la comunidad serpentinícola de California equivalente al matorral mediterráneo serpentinícola Sur-Ibérico: el **Chaparral serpentinícola**. El objetivo es poder **comparar** las adaptaciones de tipo funcional de este chaparral serpentinícola con las de las comunidades serpentinícolas de matorral estudiadas para el sur de España.

2. Materiales y Métodos

2.1. Patrones fenológicos del matorral serpentínica Sur-Ibérico

Las comunidades vegetales estudiadas son las ya descritas y georreferenciadas en el capítulo “Área y taxones de estudio”: un jaguarzal serpentínica en PB y un jaral-brezal serpentínica en PA.

2.1.1. Caracterización fenológica del matorral serpentínica Sur-Ibérico

Para establecer el comportamiento fenofásico de las comunidades vegetales estudiadas, para cada fenofase y por cada mes, se calculó la suma de las apariciones de las mismas en todas las especies. Así, se obtiene un **calendario fenofásico para cada comunidad** que representa los cambios fenológicos que se producen a lo largo del tiempo. Fue posible representar dichos cambios de cada fenofase para las dos parcelas de estudio con los datos de los dos años de muestreo (se consideró la media de los dos años). Para la fenofase de crecimiento vegetativo del dolicoblasto y del braquiblasto, se consideró la presencia de la fenofase con intervalos de crecimiento a partir de 1-2 cm., es decir, cuando se trataba de elongaciones.

2.1.2. Contenido en materia muerta

El contenido en materia muerta no es una fenofase en sí (Orshan, 1989) pero su estudio es muy importante por las implicaciones ecológicas que posee (Pérez Latorre & Cabezudo, 2009). Es por ello que se ha estudiado la cantidad de materia muerta en cada una de las parcelas (PB y PA) a lo largo del tiempo, observando si permanece materia muerta en el cuerpo de las plantas.

2.1.3. Índice fenofásico de comunidades vegetales: APC

Al igual que existen índices fenofásicos a nivel de especie, también existen índices para expresar el comportamiento fenofásico de las comunidades vegetales basados en la fenología de sus especies componentes. Uno de ellos es el índice **APC** o “**período fenofásico activo de la comunidad**” (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002), el cual representa el número de especies que muestran actividad en cada mes con respecto a las fases fenológicas que necesitan condiciones favorables para su desarrollo, de manera análoga al APS para especies (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). La variación de este índice a lo largo del año permite comparar la adaptación de las estrategias

fenológicas de las comunidades al medio climático-edáfico en el que se desarrollan. Se trata de un índice mensual que puede variar desde el total del número de especies (cuando todas las especies se encuentran activas) a cero (cuando no se encuentra ninguna activa).

2.2. Ecomorfología del matorral serpentínicola Sur-Ibérico y del chaparral serpentínicola de California

2.2.1. Descripciones ecomorfológicas de las comunidades vegetales estudiadas

En este apartado, se aborda la descripción ecomorfológica de las comunidades vegetales objeto de estudio de esta tesis doctoral: el matorral serpentínicola Sur-Ibérico, representado en PB y PA. También se ha abordado la descripción del Chaparral serpentínicola de California, descrito en el capítulo 3 de esta memoria.

Para cada carácter ecomorfológico, se calcula el porcentaje de especies que lo tiene presente en cada una de sus expresiones posibles (Orshan, 1986). Para describir la comunidad, se utilizan los caracteres predominantes por su porcentaje siguiendo fundamentalmente a Pérez Latorre & Cabezudo (2002).

2.2.2. Índice ecomorfológico de comunidades: EBC

Se ha calculado el índice de biomasa estimada de la comunidad (EBC) sugerido por Pérez Latorre & Cabezudo (2002), que deriva de la EBS de cada especie (suma de los EBS's) presente en la comunidad. EBS es un índice adimensional y se calcula utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{EBS} = \text{altura de la planta (m. o cm.)} \times \text{diámetro de copa (m. o cm.)} \times \text{cobertura (\%)};$$

Gracias a la existencia de estudios ecomorfológicos en otro tipo de comunidades mediterráneas, se puede comprobar si la vegetación de serpentinas presenta algún patrón independiente de la ecología, composición florística y biogeografía.

3. Resultados

3.1. Patrones fenológicos del matorral serpentínicola Sur-Ibérico

3.1.1. Caracterización fenológica del matorral serpentínicola Sur-Ibérico

La caracterización fenológica de las comunidades estudiadas en PB y PA se ilustra en las figs. 1 y 2, donde se representa la evolución tanto de las fenofases reproductivas como de las vegetativas.

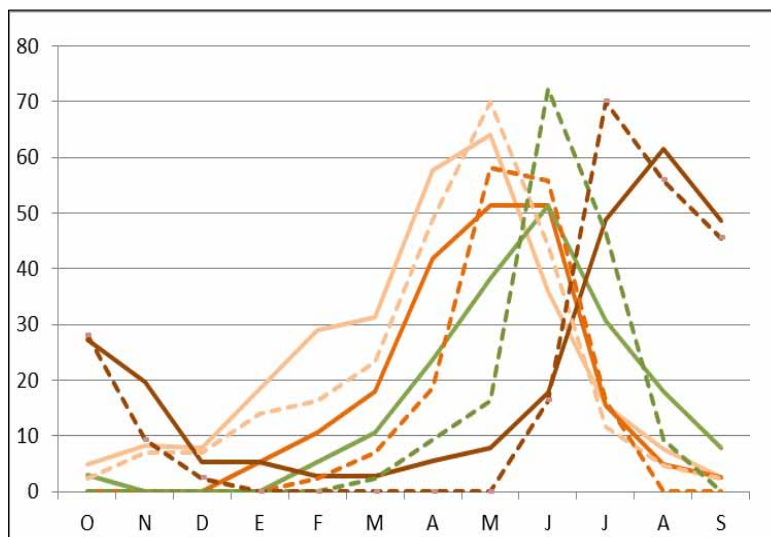


Figura 1. Evolución a lo largo del año de las fenofases reproductivas de las comunidades serpentínícolas Sur-Ibéricas. Los porcentajes provienen de la media de los dos años estudiados. El formato de línea continuo se corresponde con fenofases de PB y el de discontinuo es para PA. FBF: naranja claro; F: naranja oscuro; FS: verde; SD: marrón.

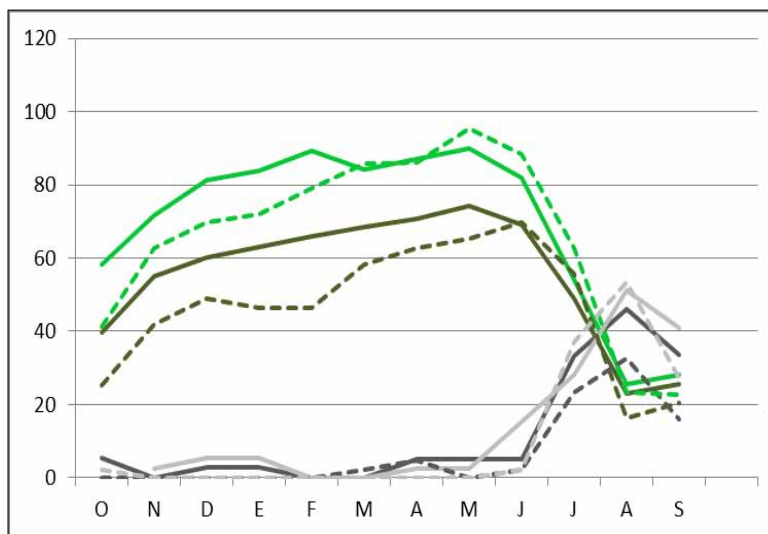


Figura 2. Evolución a lo largo del año de las fenofases vegetativas de las comunidades serpentínícolas Sur-Ibéricas. Los porcentajes provienen de la media de los dos años estudiados. El formato de línea continuo se corresponde con fenofases de PB y el de discontinuo es para PA. DVG: verde oscuro; BVG: verde flúor; LSD: gris oscuro; LSB: gris claro.

En general y a grandes rasgos, los patrones fenológicos seguidos por ambas parcelas son muy similares, si bien sí que se observa un cierto adelanto de las fenofases reproductivas en la PB con respecto a la PA. Las comunidades de ambas parcelas forman sus **yemas florales** (FBF, fig. 1) en primavera, con un pico máximo en el mes de mayo para ambas parcelas, pero el pico de PA es más acusado (70 %) que el de PB (64 %). En PB, FBF se reparte ligeramente unos meses antes del pico máximo. La **floración** (F, fig. 1) de la mayoría de las plantas de ambas parcelas es biestacional, puesto que tiene lugar principalmente entre los meses de mayo a junio, aunque el pico que se produce en PA (58 %) es levemente más elevado, ligeramente más tardío y se prolonga menos meses que en PB (51 %). En PB la floración es nula sólo durante 2 meses (noviembre y diciembre), mientras que en PA lo es durante medio año (de agosto a enero). La mayoría de las especies **fructifica** (FS, fig. 1) a inicios de la estación veraniega, principalmente en el mes de junio en ambas parcelas, pero es de resaltar que el pico de FS producido por las plantas de la comunidad de PA (72 %) es producido por un porcentaje de

especies bastante mayor que el de PB (51.32 %). Ambas comunidades comienzan la **dispersión** (SD, fig. 1) de sus frutos en el verano extendiéndose en menor proporción hacia el otoño con pequeñas diferencias: esta fenofase parece adelantarse en PA (julio) con respecto a PB (agosto) y los porcentajes alcanzados nuevamente son mayores en PA (70 % en julio para PA y 62 % en agosto en PB).

Las plantas tienen sus dolicoblastos activos (**crecimiento vegetativo**) en las dos parcelas de estudio durante casi todo el año (DVG, fig. 2), exceptuando la disminución veraniega (hasta el 20 % aproximadamente). El porcentaje de especies con crecimiento de sus braquiblastos (BVG, fig. 2) siempre está por encima del porcentaje de especies con crecimiento en el dolicoblasto. Las plantas de PB producen el pico máximo de DVG (74 %) en el mes de mayo y las de PA lo producen un mes más tarde (junio, 70 %). Los taxones de la comunidad de PB presentan dos picos de crecimiento de BVG: uno en el mes de febrero (89 %) y otro en mayo (89 %), manteniéndose a más del 80 % durante los meses intermedios de marzo y abril. El primer pico de BVG en PB coincide con descensos en los porcentajes de plantas con BVG en la PA. Durante el verano, las plantas de ambas comunidades disminuyen su crecimiento, haciéndose mínimo (por debajo del 30%) durante agosto y septiembre.

La mayoría de las plantas estudiadas tienden a producir un máximo de **caída de hoja** en el mes de agosto, tanto de dolicoblastos como de braquiblastos (LSD y LSB, fig. 2), coincidiendo con el fuerte descenso de crecimiento vegetativo de ambos tipos de ramas. Nótese que los porcentajes de especies que se desprenden de hojas de braquiblastos son ligeramente mayores que los de dolicoblastos. Los braquiblastos prácticamente no pierden hojas en ambas comunidades vegetales durante casi 9 meses.

3.1.2. Contenido en materia muerta

El contenido en materia muerta de las comunidades vegetales estudiadas en esta memoria de tesis doctoral, es bastante **elevado a lo largo de todo el año**: entre el 90 y 100 % de las especies presentó materia muerta en el cuerpo de la planta. El porcentaje que supone del total de la planta depende de la época del año, pudiendo corresponderse con menos de un 5 % del cuerpo de la planta durante la primavera, y con aproximadamente un 20-30 % del cuerpo de la planta durante el resto del año.

3.1.3. Índice fenofásico de comunidades vegetales: APC

El índice APC (fig. 3) muestra que las 2 comunidades estudiadas se encuentran activas durante todo el año, excepto el descenso considerable de actividad que manifiestan desde el verano hasta comienzos del otoño. En PB, Los máximos periodos de actividad de la comunidad (APC=100) tienen lugar en los meses de enero, febrero, marzo, abril y mayo en el primer año de muestreo y en el segundo año ocurre lo mismo a excepción de que el inicio de este período máximo de actividad se da en febrero. Sin embargo, para la PA, éstos máximos (100 %) sólo tienen lugar en el segundo año de muestreo, y se producen en los meses primaverales de abril, mayo y junio. Los valores más bajos de APC se concentran en la misma época para ambas parcelas de estudio (valores de APC rondando el 30-60 %): agosto y septiembre. Estos mínimos son ligeramente más acusados para PA (valores próximos al 20 % de especies).

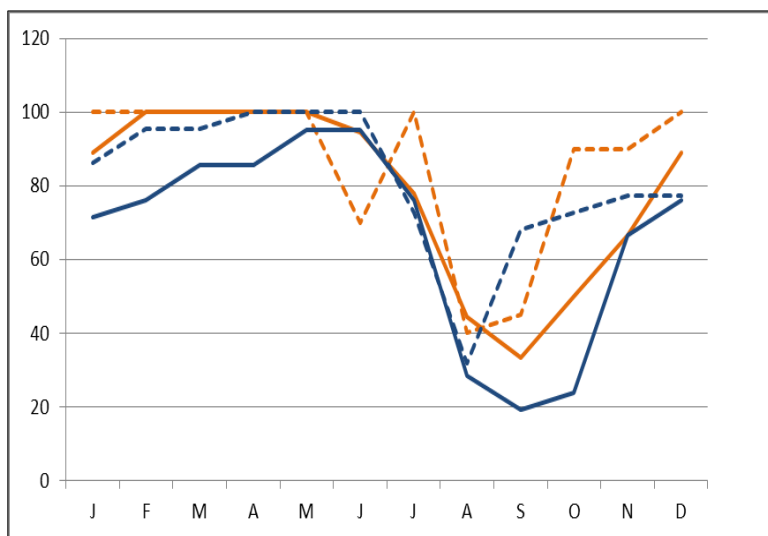


Figura 3. Índice APC (porcentaje mensual de especies que muestran actividad fenofásica) a lo largo de un ciclo anual para los dos años de estudio y las dos parcelas de muestreo. Las líneas continuas se refieren al primer ciclo de muestreo y las discontinuas al segundo. Los colores naranjas son para PB y los azules para PA.

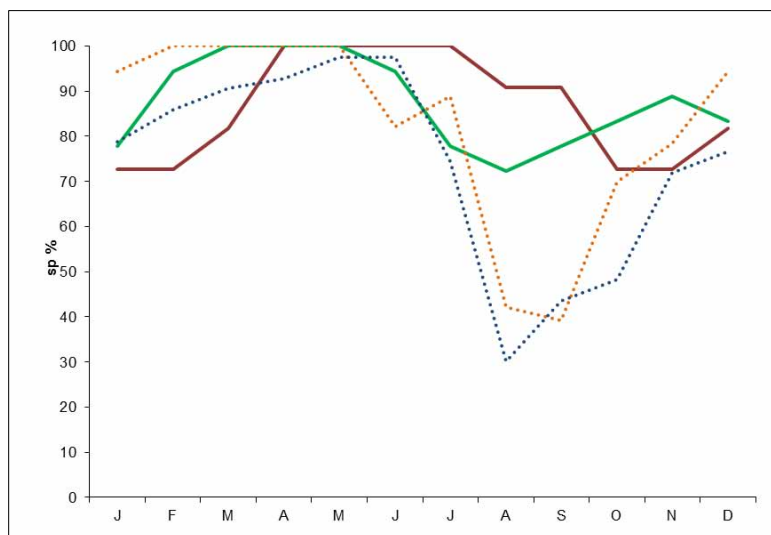


Figura 4. Índice APC (porcentaje mensual de especies que muestran actividad fenofásica) a lo largo de un ciclo anual para diferentes comunidades vegetales. Color rojizo: jaral Sur-Ibérico a 800 m.s.n.m. (extraído de Pérez Latorre & Cabezudo, (2002)). Color verde: brezal Sur-Ibérico a 200 m.s.n.m (extraído de Pérez Latorre et al. (2007)). Naranja punteado: media de los dos ciclos de estudio del matorral serpentínicola Sur-Ibérico de PB. Color azul y punteado: media de los dos ciclos de estudio del matorral serpentínico Sur-Ibérico de PA.

La figura 4, muestra los valores de APC para los ecosistemas vegetales serpentínicos sur-ibéricos estudiados en este trabajo junto con los valores de APC de los brezales (Pérez Latorre et al., 2007) y los jarales mediterráneos (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002) publicados en la literatura. En dicha figura se observa que, en los ecosistemas serpentínicos, los mínimos estivales y de principios de otoño son bastante más acusados que los de los otros dos ecosistemas representados. Además, los jarales sólo presentan una pequeña disminución de actividad estival y sus mínimos se dan en otoño-invierno. Los máximos en la mayoría de los ecosistemas estudiados hasta el momento, coinciden con los meses de primavera (mayo para los tres tipos de vegetación) aunque en la comunidad vegetal de PB de serpentinias los máximos se obtienen desde diciembre hasta finales de mayo, y en la comunidad de PA estos máximos se dan a finales de primavera y comienzos de verano.

3.2. Ecomorfología del matorral serpentínica Sur-Ibérico y del chaparral serpentínica de California

3.2.1. Descripciones ecomorfológicas de las comunidades vegetales estudiadas

Los principales caracteres usados para las descripciones ecomorfológicas de las comunidades estudiadas (comunidad serpentínica Sur-Ibérica de PB, la de PA y el chaparral serpentínica de California) se muestran en el Apéndice I. A modo comparativo, también se aportan los mismos caracteres ecomorfológicos de los jarales mediterráneos estudiados por Pérez Latorre & Cabezudo (2002) y de los brezales mediterráneos estudiados por Pérez Latorre et al. (2007).

1.- Descripción ecomorfológica de la comunidad vegetal de PB: matorral (jaguarzal) caracterizado por caméfitos (75 %), escasamente espinescentes (12 %), principalmente holóxilos (57 %) aunque también algunos hemíxilos, biestratificado (con plantas desde los 10 cm. hasta los 2 m.), con alturas máximas hasta 100 cm. Las hojas sufren una caída estacional en el verano, son predominantemente malacófilas (90 %), con un 65 % de grado de tomentosidad, presentes tanto en braquiblastos como en dolicoblastos y principalmente entre 0.25 y 12.25 cm², aunque predominan los tamaños menores a 2.25 cm². El área media de las hojas de dolicoblastos es 4.37 cm² y de braquiblastos es 4.22 cm². La longevidad media de las plantas es entre 5-6 años. La longevidad media de las hojas de dolicoblastos es de 3.93 meses y la de los braquiblastos de 7.53 meses. La mayoría de plantas (58 %) presenta regeneración después del fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas. El crecimiento vegetativo y la floración se concentran en dos estaciones (primavera y verano) pero es mayoritariamente primaveral y los frutos son todos secos.

2.- Descripción ecomorfológica de la comunidad vegetal de PA: matorral (jaral-brezal) caracterizado principalmente por caméfitos (67 %), aunque existen algunos fanerófitos (14 %), escasamente espinescentes (12 %), principalmente holóxilos (57 %) aunque también algunos hemíxilos, biestratificado (con plantas desde los 10 cm. hasta los 2m.), con alturas máximas hasta los 200 cm. Las hojas sufren una caída estacional en el verano, son predominantemente malacófilas (86 %), con un 72 % de grado de tomentosidad, presentes tanto en braquiblastos como en dolicoblastos y principalmente

entre 0.25 y 2.25 cm². El área media de las hojas de dolicoblastos es de 2.92 cm² y 2.69 cm² en braquiblastos. La longevidad media de las plantas es de 8 años. La longevidad media de las hojas de dolicoblastos es de 4.4 meses y la duración las de braquiblastos es de 6.68 meses. La mayoría de plantas (64 %) presenta regeneración después del fuego mediante yemas no epicórmicas subterráneas. El crecimiento vegetativo y la floración ocurren biestacionalmente (primavera-verano) y los frutos son todos secos.

Los resultados obtenidos indican que a pesar de que las comunidades estudiadas en las parcelas tenían una circunscripción fitosociológica distinta (pertenecen a asociaciones vegetales diferentes), a grandes rasgos los caracteres ecomorfológicos son muy semejantes, puesto que ambas comunidades están dominadas por los mismos caracteres ecomorfológicos e incluso la representación de cada tipo ecomorfológico es muy semejante en porcentajes.

3.- Descripción ecomorfológica del chaparral de serpentin de California: formación arbustiva (chaparral) caracterizada principalmente por fanerófitos (56 %), escasamente espinescentes (12 %), principalmente holóxilos (78 %), biestratificado (alturas entre los 10 cm. y los 5 m.), con alturas máximas hasta los 5 m. Las hojas sufren una caída estacional en el verano, son predominantemente malacófilas (61 %), aunque algunas son esclerófilas (17 %) o semiesclerófilas (22 %), con un 61 % de grado de tomentosidad, presentes mayoritariamente en dolicoblastos, principalmente de tamaños entre 0.25 y 12.25 cm², y las de braquiblastos entre 0.25-2.25 cm². El área media de las hojas de dolicoblastos es de 4.9 cm² y de 0.97 cm² en braquiblastos. La longevidad media de las plantas es de 9.25 años. La longevidad media de las hojas de dolicoblastos es de 9.93 meses y de las de braquiblastos es de 8.25 meses. La mayoría de plantas presenta regeneración después del fuego mediante órganos subterráneos (61 %) pero algunas incluso tienen la capacidad de poder regenerarse mediante semillas (22 %). El crecimiento vegetativo se concentra en la primavera aunque también ocurre de manera biestacional (primavera-verano o invierno-primavera) y la floración ocurre mayoritariamente de forma biestacional (primavera-verano mayoritariamente). Los frutos pueden ser secos (56 %) o carnosos (44 %).

3.2.2. EBC

La biomasa estimada (EBC) de la comunidad vegetal de la PB fue 0,20 y para la comunidad vegetal de la PA fue de 0,18. Para la comunidad de Chaparral de California fue de 3,31.

4. Discusión

4.1. Patrones fenológicos del matorral serpentínica Sur-Ibérico

4.1.1. Caracterización fenológica del matorral serpentínica Sur-Ibérico

Si comparamos los porcentajes de especies que dieron lugar al pico de floración en las dos parcelas de estudio (aprox. 50-60 %) con los de otros ecosistemas estudiados hasta el momento, los porcentajes de especies en floración son similares: jarales (40-50 % aproximadamente, Pérez Latorre & Cabezudo, 2002), microbosques de ojaranzo (40-50%, Pérez Latorre & Cabezudo, 2006) y en brezales fue donde se dio el porcentaje más alto (70 %, Pérez Latorre et al., 2007). Esta similitud en los picos de floración podría ser explicada puesto que todas las comunidades estudiadas son mediterráneas y se comportan de la misma manera. Sin embargo, el momento en el que se produce este pico de floración en brezales mediterráneos es mayo (Pérez Latorre et al., 2007), en las comunidades de *Maytenus senegalensis* es en abril (Pérez Latorre et al., 2009). En los jarales mediterráneos (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002) y en aulagares-jarales mediterráneos (Navarro & Cabezudo, 1998) también es en abril. Por el contrario, en los ecosistemas serpentínicos estudiados para esta tesis doctoral, la floración es **biestacional**, extendiéndose hasta mayo o junio, lo cual está manifestando cambios en el momento de la floración (un leve retraso) probablemente producidos por el aislamiento de la serpentina (MacNair & Gardner, 1998; Wright et al., 2006). Se trata de un retraso del pico de floración en la comunidad de serpentinias, cuyo significado adaptativo podría estar relacionado con un mayor éxito reproductivo, frente a otras comunidades vegetales estudiadas. Este retraso también ha sido detectado por otros autores en ecosistemas de yesos, que también son suelos bastante hostiles para las plantas (Escudero et al., 2015).

El hecho de que dicho pico de floración sea algo más elevado, ligeramente más tardío y se prolongue menos tiempo en PA con respecto a PB, podría estar indicando

que las condiciones de la PA son más hostiles (invierno más riguroso y estrés estival comenzando igual que en la PB), y por eso las comunidades vegetales se ven obligadas a realizar la floración en menos tiempo. En climas benignos, las fenofases pueden extenderse más en el tiempo (Mooney & Dunn, 1970; Di Castri et al., 1981; Kummerow, 1983).

En cuanto a las fenofases vegetativas, el desfase en los picos de **DVG** de PB y PA conlleva a la existencia de un leve retraso de un mes entre las dos parcelas de estudio. A su vez, en PB se observan aumentos de DVG que coinciden con disminuciones de DVG en PA, especialmente en los meses de invierno, lo que podría deberse a que las condiciones de PA son más extremas debido a las heladas y/o nevadas. Por ejemplo, durante 8 meses (octubre a junio), el DVG en la PA es de un 15-20 % menor en el total de especies. Comparando con otros ecosistemas mediterráneos, se observa que tanto en jarales mediterráneos (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002) como en otras comunidades mediterráneas (Navarro & Cabezudo, 1998), se producen aumentos de **BVG** antes que los aumentos de DVG, pero los porcentajes de DVG alcanzados en dichos ecosistemas son mayores que los porcentajes de BVG, al contrario que en los matorrales de serpentinás de este estudio. Probablemente porque sobre serpentinás las acometidas de crecimiento son menores. En los brezales mediterráneos (Pérez Latorre et al., 2007), el pico de aumento de DVG se produce antes que el de BVG (pareciéndose al matorral de serpentinás) pero el porcentaje de DVG es mayor que el de BVG (pareciéndose al jaral). Estos picos de BVG anteriores al de DVG del ecosistema serpentínico pueden ser debidos a que muchas de las plantas en este ecosistema florecen en las ramas de braquiblastos, o los dolicoblastos se forman a partir de braquiblastos, y por tanto, el BVG se ha de producir antes que el DVG. Además, está comprobado que el BVG responde con mayor rapidez a los eventos de crecimiento que el DVG (Puntieri et al., 2002).

La **caída de hojas** tiene lugar en la estación veraniega para ambos tipos de ramas, coincidiendo con los patrones observados en otros ecosistemas mediterráneos (Navarro & Cabezudo, 1998; Pérez Latorre et al., 2007; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). Los porcentajes de especies que se desprenden de hojas de braquiblastos son ligeramente mayores que los que se desprenden de hojas de dolicoblastos, lo que podría explicarse porque, en general, las especies de esa comunidad forman más braquiblastos que dolicoblastos puesto que la presencia de braquiblastos es mayor en la comunidad. Por

ello, las ramas de braquiblastos también florecen siendo igual de funcionales que los dolicoblastos. Es por esta razón por la que las plantas han de desprenderse de sus hojas de braquiblastos. Por otro lado, si estas plantas van a pasar el verano con sus braquiblastos, les debe ser más rentable para su balance hídrico tener una menor superficie transpirante en sus braquiblastos.

4.1.2. Comparación fenológica entre la comunidad vegetal de PB y la de PA

A nivel de fenofases en cada una de las comunidades estudiadas (PB y PA), se han observado algunas diferencias: (1) un mes de retraso en la fenofase de floración de PA. (2) En PA no se produce floración invernal. (3) Las fenofases vegetativas y reproductivas son más cortas en PA. A pesar de que las comunidades vegetales son fitosociológicamente distintas y existen importantes diferencias a nivel bioclimático entre las parcelas, las diferencias detectadas y señaladas no son muy notorias. Esta escasez de diferencias en los patrones fenológicos entre asociaciones fisionómicamente similares, pero florísticamente distintas ya fue puesta de manifiesto por Pérez Latorre et al. (1996) entre dos tipos de asociaciones de alcornocales distintos.

4.1.3. Contenido en materia muerta

El hecho de que el contenido en materia muerta de esta comunidad es muy elevado a lo largo de todo el año coincide con lo que ocurre en los ecosistemas de brezales mediterráneos (Pérez Latorre et al., 2007), donde el 80 % de las especies mantienen materia muerta a lo largo de todo el año incrementando al 95 % en agosto-septiembre y cayendo al 70 % en octubre-noviembre y junio. Lo mismo ocurrió en las comunidades de *Maytenus senegalensis* (Pérez Latorre et al., 2009). Estos altos contenidos en materia muerta podrían tener repercusiones muy negativas de cara a la inflamabilidad y la expansión de posibles fuegos (Montserrat-Martí et al., 2004). Hay que señalar que la cantidad de materia muerta que estas plantas poseen, a nivel de individuo, es baja debido al poco contenido de biomasa de sus reducidas estructuras (Pichi-Sermolli, 1948). Pero, de toda esa biomasa, las plantas se desprenden justo antes del verano debido a la semideciduidad y al desprendimiento basípeto de ramas, quedando acumulada en el suelo y por consiguiente aumentando la inflamabilidad del ecosistema.

4.1.4. Índice fenofásico de comunidades vegetales: APC

Las ligeras diferencias detectadas con respecto a los máximos en los valores de APC de ambas parcelas de estudio, nuevamente pueden estar indicando la mayor benignidad de las condiciones de PB frente a PA, ya que en PB estos máximos se producen durante un mayor número de meses. Y a pesar de que los valores mínimos se producen en el mismo momento en ambas parcelas, la disminución de los valores de APC en PA con respecto a PB, podría ser debida a que en PA la cantidad de humedad relativa siempre es menor (ver capítulo 5), ya que los suelos son menos profundos y más rocosos.

En todos los ecosistemas de matorral mediterráneo estudiados hasta ahora, existe un periodo del año muy favorable con APC por encima del 70 % y hasta el 100 % durante los meses de Noviembre a Junio (8 meses), pero es digna de reseñar la coincidencia de la máxima actividad de APC en todos ellos (prácticamente 100 %) en el mes de Mayo. Por otro lado, en todos los ecosistemas estudiados existe una parada de la actividad fenológica en verano (aunque en los jarales es más aguda en otoño). Pero el resultado más relevante es que la caída de APC es mucho más acusada (el porcentaje de especies con actividad fenofásica cae hasta el 30 % aproximadamente) en los ecosistemas serpentínicos que en los otros ecosistemas de matorrales mediterráneos representados. Esto podría explicarse por el estrés hídrico ocasionado por la baja capacidad de retención hídrica que tienen los suelos serpentínicos y en combinación con la aridez fisiológica causada por la especial composición mineralógica (Brady et al., 2005), puesto que el efecto de la Mediterraneidad es el mismo para todos. Así, podemos decir que el hábitat serpentínico es el más hostil de todos los estudiados.

4.2. Ecomorfología del matorral serpentínico Sur-Ibérico y del chaparral serpentínico de California

4.2.1. Comparación de los tipos funcionales ecomorfológicos entre las parcelas de matorral serpentínico Sur-Ibérico

A pesar de las diferencias fitosociológicas entre las 2 asociaciones estudiadas en las serpentinas ibéricas (*Digitaria laciniatae-Halimietum atriplicifolii* en PB y *Genisto*

lanuginosae-Cistetum populifolii en PA), a nivel de tipos funcionales nuestros resultados han indicado que apenas existen diferencias entre ellas, lo que puede mostrar que el peso de las adaptaciones ecomorfológicas modula la combinación florística (fitosociológica), de modo que ésta apenas influye en la expresión de caracteres ecomorfológicos. Este hecho fue manifestado por Pérez Latorre et al. (2001) con su estudio entre alcornocales ibéricos fitosociológicamente distintos.

4.2.2. Comparación de los tipos funcionales ecomorfológicos entre el matorral serpentínicola Sur-Ibérico y el chaparral serpentínicola californiano

Si comparamos la vegetación de matorral serpentínicola mediterránea del Sur de España con el chaparral de California estudiado, podemos decir que hay diferencias bastante notorias que pueden tener relevancia ecológica. Con respecto al **tipo biológico** y la **morfología aérea de la planta**, mientras que en el matorral de Sierra Bermeja dominan los caméfitos o matas leñosas, en el chaparral de California dominan los fanerófitos o arbustos y sólo hay un porcentaje reducido de caméfitos, siendo el chaparral californiano más parecido a un brezal ibérico mediterráneo (Pérez Latorre et al., 2007) en este sentido. Este carácter de posición de yemas y morfología aérea va en relación con la **consistencia del tallo**; por lo que en el Chaparral de California abundan las plantas holóxilas y en las comunidades serpentínícolas Sur-Ibéricas abundan tanto las holóxilas como hemíxilas.

El hecho de que en las serpentinas de Sierra Bermeja predominen especies de matorral y en las serpentinas de California especies arbustivas de mayor tamaño, está indicando que lugares bajo el mismo clima Mediterráneo y con el mismo tipo de suelo, presentan un espectro de formas de vida totalmente diferente y, por tanto, este carácter del tipo biológico (o posición de yemas de renuevo sensu Orshan, 1986) no es un buen indicador de adaptación al clima Mediterráneo, o que los lugares de climas mediterráneos no marcan tan intensamente ese carácter funcional primordial como se podría pensar. Probablemente, se deba a un **distinto origen filogenético** de las especies estudiadas. Este mismo resultado ya fue indicado por Orshan (1986), quien también obtuvo mayoría de fanerófitos en otros ecosistemas también americanos (Chile) y en el resto de ecosistemas Mediterráneos obtuvo predominancia de caméfitos.

La **caída periódica de órganos** principalmente durante el verano es un carácter que parece estar muy ligado al clima Mediterráneo. Sin embargo, la forma en que las plantas se desprenden de sus órganos es variable y está muy relacionada con el tipo biológico. En la mayoría de los caméfitos, la posición de las yemas a una menor altura que un fanerófito, junto con el desprendimiento basípeto de ramas, le impide seguir creciendo en tamaño y por tanto, la estrategia que siguen es desprenderse de gran parte de sus ramas y lo hacen desde arriba hacia abajo (desprendimiento basípeto de ramas), lo que impide que crezcan en una gran medida en altura. Esto puede estar relacionado con la reducción de su superficie transpirable para el verano (Orshan, 1989). Por el contrario, los fanerófitos suelen alcanzar una mayor altura y el desprenderse de ramas en la parte superior iría en contra de esa estrategia y en su lugar lo que hacen es desprenderse de hojas (o en algunos casos de ramas pero de modo acrópeto como en *Erica arborea* (Pérez Latorre et al., 1996). Puesto que en las comunidades serpentínícolas Sur-Ibéricas predominan los caméfitos, la estrategia mayoritaria encontrada ha sido la del desprendimiento basípeto de ramas y en el chaparral de California ha sido el desprendimiento de algunas de sus hojas, las cuáles son estructuras de fácil reposición, (Montserrat-Martí et al., 2004). Así, disminuyen la pérdida de agua que se produce a través de las hojas durante el verano. Los altos porcentajes de plantas con desprendimiento basípeto de ramas suelen estar relacionados con la aridez (Orshan, 1989) y es coherente que las especies con desprendimiento acrópeto, estrategia que no está relacionada con la aridez del medio (Orshan, 1986), apenas estén presentes en ninguno de los ecosistemas estudiados, sólo en las leguminosas. Probablemente sea un carácter relacionado con la filogenia.

Siguiendo con la morfología aérea de la planta, la **altura de la planta** y su **diámetro** fueron mayores en el ecosistema serpentínico de California, puesto que se trata de arbustos en su mayoría. Sin embargo, no son arbustos de gran tamaño, como ocurre en otros ecosistemas mediterráneos estudiados como los artales (Pérez Latorre et al., 2006). Por el contrario, la **densidad del dosel** es bastante elevada en los dos ecosistemas serpentínicos estudiados. En el caso de los caméfitos serpentínícolas Sur-Ibéricos, a pesar de que su altura y su copa no son de elevado tamaño, la existencia de una gran cantidad de ramas laterales de forma imbricada, le otorga una gran densidad de dosel, que llega a igualarse con la que tiene el chaparral serpentínicola de California.

Esto estaría indicando que los taxones de ambos ecosistemas son igual de competitivos para ese carácter funcional (Cornelissen et al., 2003).

En cuanto al **tipo de corteza**, los resultados obtenidos indican que no hay demasiadas coincidencias dentro del matorral de España, y menos aún entre la vegetación serpentínica Sur-Ibérica y la de California. Por tanto, puede que este carácter venga marcado por el **origen filogenético** de los taxones más que por su evolución o adaptación al medio, poco relacionado con los ecosistemas mediterráneos estudiados en este trabajo. Podríamos estar ante un carácter que se hereda a partir de la flora regional de cada ecosistema. Además la corteza más predominante en el chaparral (la estriada), no ha sido observada en el matorral ibérico. El tipo de corteza en el matorral puede envolver significado adaptativo relacionado con la propia defensa de la planta contra la xericidad y el fuego (Cornelissen et al., 2003; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). Además, y algo que refuerza el origen filogenético, es que el 56 % de las plantas de Sierra Bermeja se desprenden de su corteza y, sin embargo, en el Chaparral de California el 67 % de las especies no se desprende de ella. La presencia de **espinescencia** también está relacionada con la defensa de las plantas (Cornelissen et al., 2003) y la reducción de biomasa transpirable (Orshan, 1986). Sin embargo, apenas se ha expresado este carácter en los ecosistemas serpentínicos estudiados; tampoco en otros ecosistemas mediterráneos estudiados como los brezales (Pérez Latorre et al., 2007), ojaranzales (Pérez Latorre & Cabezudo, 2006) y jarales (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). Esto indica que las estrategias usadas frente al xerofitismo y herbivoría por las plantas mediterráneas sobre ecosistemas serpentínicos son preferentemente otras diferentes a la presencia de espinas. La espinescencia sin embargo, fue un carácter bastante presente en la comunidad arbustiva de zonas semi-áridas de *Maytenus senegalensis* estudiada por Pérez Latorre et al. (2009).

Con respecto al **tipo de rama**, hay diferencias notorias entre los ecosistemas serpentínicos del sur de España y los de California. Entre las plantas del matorral sur-ibérico, más de la mitad de los taxones presentó ambos tipos de ramas (dolicoblastos y braquiblastos), el 25 % presentó sólo braquiblastos y el 7 % sólo dolicoblastos. Este 7 % sin embargo, se corresponde con un 56 % en el chaparral californiano, esto se debe a que las plantas de California son plantas de mayor talla con tasas de crecimiento mayores y que, por tanto, forman ramas largas en lugar de cortas, por lo que su

estrategia adaptativa mayoritaria es la de poseer un único tipo de rama. El porcentaje de especies que presenta braquiblastos es muy bajo (11 %). Por tanto, consecuencia de su arquitectura y su tasa de crecimiento, los taxones del ecosistema serpentínico californiano tienen ramas mayoritariamente largas, mientras que las plantas del matorral Sur-Ibérico tienen ramas ambos tipos (cortas y largas). Los dolicoblastos son ramas que se elongan y desarrollan siguiendo el ciclo anual de la planta para permitirle crecer en altura y volumen, lo que hace que las plantas de California sean mayoritariamente arbustos. Sin embargo, la vegetación de Sierra Bermeja, que es predominantemente camefítica, tiene ramas de elongación más lenta o restringida (braquiblastos) que le permite realizar pequeños crecimientos laterales distribuidos a lo largo de todo el tiempo, y pasar el verano prácticamente con los braquiblastos (dimorfismo estacional, Orshan, 1963). Por tanto, en cuanto al carácter tipo de rama, el matorral serpentínico Sur-Ibérico manifiesta una mayor adaptación a la sequía que el chaparral californiano, que tendrá que compensar con el resto de caracteres funcionales aquí comentados o por otros mecanismos fisiológicos.

En el **tamaño de las hojas** apenas se detectaron diferencias, a pesar de ser tipos biológicos mayoritariamente diferentes. La tendencia fue la de presentar **hojas de bajo tamaño para las hojas de dolicoblastos**, como ya se señaló en otros estudios (Mooney & Dunn, 1970; Anacker et al., 2011; Spasojevic et al., 2012; Adamidis et al., 2014; Fernandez-Going et al., 2013). El tamaño es reducido al comparar con otros ecosistemas Mediterráneos como el de Chile (principalmente entre 2.25 y 12.25 cm²; Orshan, 1986) pero muy similares a los obtenidos por Orshan (1986) en sus estudios en ecosistemas Mediterráneos de Israel, Sudáfrica y Australia. Aunque en estos últimos, las hojas fueron un poco más grandes (alrededor de 12.25 cm²) y en los jarales mediterráneos estudiados por Pérez Latorre & Cabezudo (2002) son también un poco mayores. Esto podría indicar que realmente el reducido tamaño de las hojas que ya apuntó Pichi-Sermolli (1948) como estenofilia, podría ser un carácter relacionado más con la adaptación al sustrato serpentínico que con el clima mediterráneo. En el caso del tamaño de las **hojas de braquiblastos**, el área es menor en la vegetación de California. Esta reducción puede ser debida a que los taxones arbustivos del Chaparral californiano apenas presentan braquiblastos y, si los tienen, éstos están muy poco desarrollados y por tanto son muy pequeños. El matorral de serpentinias sur-ibérico, puesto que es más dependiente de la

presencia del braquiblasto para subsistir a lo largo del ciclo anual, ha desarrollado hojas más grandes en este tipo de ramas y por tanto más competitivas a la hora de captar luz y acumular agua y nutrientes (Cornelissen et al., 2003).

El **color de la hoja** y la **tomentosidad** son caracteres funcionales cuyo significado adaptativo está relacionado con la adaptación a la xericidad y al exceso de luz (Larcher, 1980; Orshan, 1986; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; Cornelissen et al., 2003). La mayoría de las hojas de todos los ecosistemas serpentinícolas estudiados no son completamente verdes, sino que suelen ser blancas o glaucas, tal y como indica el síndrome de serpentinomorfosis de glaucescencia (Pichi-Sermoli, 1948). También son plantas bastante tomentosas en ambos ecosistemas a pesar de que la tomentosidad es un carácter más predominante en matorrales (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002) y en contraposición de la característica glabrescencia apuntada por Pichi-Sermoli (1948) para el síndrome de la serpentinomorfosis.

La **consistencia de la hoja** es un carácter funcional cuyo significado adaptativo está relacionado con la protección de la hoja frente a factores ambientales como la pérdida de agua, ataques de herbívoros y la falta de nutrientes (Pérez Latorre et al., 1998; Cornelissen et al., 2003). Los resultados de este estudio son contrarios a lo que suele indicar la bibliografía (por ejemplo Mooney & Dunn 1970; Parsons, 1976), ya que la mayoría de las hojas del matorral serpentinícola mediterráneo sur-ibérico son malacófilas (88 %) y no es clerófilas. En el Chaparral californiano serpentinícola el porcentaje de hojas malacófilas también fue elevado, aunque menor que en las comunidades de Sierra Bermeja. Esto podría tener que ver con adaptación de las plantas mediterráneas a la aridez del verano gracias a que, a pesar de que son plantas siempreverdes, poseen la estrategia de desprenderse parcialmente de hojas o ramas durante el verano (Keshet et al., 1990; Navarro & Cabezudo, 1998; Pérez Latorre & Cabezudo, 2002). Puesto que se van a desprender de una gran parte de sus hojas, y tiene menor coste fabricar hojas malacófilas que es clerófilas (Groom & Lamont, 2015), parece que la vegetación serpentinícola mediterránea invierte menos en producir hojas malacófilas y así poder desprenderse de algunas de ellas en el verano. Por otro lado, las hojas de las plantas del chaparral serpentinícola tienen una mayor duración y esto puede ser debido nuevamente a la mayor presencia en este ecosistema de hojas semi-esclerófilas o esclerófilas en comparación con el matorral serpentinícola de Sierra Bermeja. En el resto de

ecosistemas mediterráneos estudiados, incluidos los estudiados por Orshan (1986), las hojas son mayoritariamente malacófilas, coincidiendo con nuestro estudio. Es probablemente la presencia de tomento y su caída estacional lo que les otorgan capacidad de defensa frente a la sequía (Navarro et al., 1993; Groom & Lamont, 2015).

El **ángulo de inserción** de la hoja es principalmente horizontal en la vegetación de Sierra Bermeja (61 %) y por el contrario es principalmente vertical en el ecosistema serpentínico de California (67 %). Este carácter tiene su significado adaptativo en la búsqueda de iluminación por parte de la planta y en un ecosistema dominado por arbustos donde las sombras son mayores, las hojas deberían estar insertadas más horizontalmente, sin embargo, puede que la competencia por el espacio no permita esta disposición. Otra cuestión a tener en cuenta es que el estudio de tipos funcionales del Chaparral de California se ha realizado en el momento del verano, que es cuando las hojas pueden estar más verticales debido al estrés hídrico.

La presencia de **resinas** no es un carácter generalizado en ninguno de los ecosistemas estudiados (no llega al 10 %) ni tampoco la presencia de **tallos fotosintéticos**. Sin embargo, en otros ecosistemas mediterráneos la presencia de genisteas y matorral retamoide con tallos fotosintéticos suele ser bastante habitual. Por ejemplo, alrededor de un 43 % de especies lo mostraron en la comunidad de *Maytenus senegalensis* (Pérez Latorre et al., 2009) y un 27 % en los jarales mediterráneos (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002).

El **sistema radical** aporta mucha información sobre la capacidad de las plantas de captar agua y nutrientes, especialmente en un ecosistema como el serpentínico en el que los nutrientes y el agua escasean (Brady et al., 2005; Kazakou et al., 2008). Mientras en el matorral de serpentin de Sierra Bermeja predominaban las raíces axonomorfas con engrosamiento y no muy profundas (entre 10-25 cm), el sistema radical del chaparral presentaba raíces de este tipo en el 56 % de los taxones estudiados, pero un 39 % de sus plantas presentó sistemas radicales tanto verticales como horizontales, y además las profundidades que alcanzaban eran un poco mayores (hasta 2 m.). Esto podría explicarse porque se trata de arbustos frente a matas. En general, en ambos ecosistemas las raíces penetran y exploran pocos decímetros en el suelo a pesar de su bajo contenido hídrico. Las plantas no pueden desarrollar grandes raíces en estos

ecosistemas debido a la elevada rocosidad y poco desarrollo del suelo y, por tanto, penetran a poca profundidad. Por tanto, en ambos ecosistemas hay muchas plantas que independientemente del tipo biológico (caméfitos o fanerófitos), tienen raíces más propias de matas o caméfitos, rondando los primeros 30 cm. del suelo, como aportaron Miller & Ng (1977), Hoffmann & Kummerow (1978) y Kummerow (1981) en sus estudios. Además, nuestro estudio evidencia la presencia de un engrosamiento de la raíz que probablemente sirva para acumular nutrientes.

Una gran parte de las plantas estudiadas presentó modificaciones en su sistema radical del tipo **rizoma** o **lignotuber**, aunque las plantas del Chaparral californiano lo presentaron en mayor medida que las ibéricas (44 % frente a 20 %), lo que indica que las plantas del Chaparral están mejor adaptadas al rebrote vegetativo tras el fuego con capacidad de supervivencia prácticamente en todas sus especies. Además, en el matorral de serpentinas de Sierra Bermeja algunas plantas no mostraron capacidad de regeneración vegetativa. Otro aspecto a señalar es la capacidad de regeneración mediante semillas además del rebrote vegetativo en las especies del Chaparral californiano (Safford & Harrison, 2004). En el matorral de serpentinas de Sierra Bermeja se necesitarían más estudios para detectar dicha capacidad. Una vez más, los resultados parecen indicar que el Chaparral está mejor adaptado ante el fuego que el matorral de Sierra Bermeja.

La **longevidad** de las plantas de los ecosistemas serpentínicos estudiados fue muy baja (entre 5-25 años), lo que está probablemente relacionado con la gran recurrencia de fuegos en el ecosistema mediterráneo.

El **tipo de fruto** en ecosistemas mediterráneos suele ser mayoritariamente seco (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; Herrera, 1986; Pérez Latorre et al., 2007). En los ecosistemas serpentínicos Sur-libéricos el tipo de fruto de todas las especies era seco, mientras que en el ecosistema californiano hubo plantas con frutos secos y carnosos. La presencia de frutos carnosos se asemeja más con lo observado en bosques y prebosques que en matorrales o pequeños arbustos (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002; Pérez Latorre et al., 2009), lo que podría estar revelando que el tipo de fruto es un carácter relacionado con el origen filogenético de las especies o comunidades vegetales.

El **crecimiento** y la **floración** son caracteres funcionales de tipo fenológico, pero que pueden verse modificados debido a la adaptación de las plantas al sustrato serpentínico, sobre todo para el caso de la floración (MacNair & Gardner, 1998). Estos eventos fenofásicos presentan pocas diferencias en los tres ecosistemas estudiados: la floración comienza a finales de primavera y se produce mayoritariamente en la estación del verano, indicando que existe un cierto retraso (de un mes) en comparación con otros ecosistemas mediterráneos estudiados en el Sur de la Península; por ejemplo brezales (Pérez Latorre et al., 2007) y jarales (Pérez Latorre & Cabezudo, 2002) que presentan floración primaveral. Este retraso en la floración de comunidades serpentínicas no coincide con la supuesta menor disponibilidad hídrica en los suelos intrazonales ultramáficos que deberían adelantar la floración, ni por el contrario con la mayor disponibilidad hídrica en los suelos zonales de jarales y brezales, que deberían de permitirles una floración más tardía.

5. La gestión y conservación de especies y comunidades vegetales de los ecosistemas serpentínícolas del Sur de la Península Ibérica

Una vez estudiados los tipos funcionales de la flora y vegetación serpentínicola del Sur de la Península Ibérica, fue posible establecer pautas generales de gestión para estos ecosistemas.

5.1. Planificación del uso y gestión basada en los resultados del estudio fenológico

Como ya se indicó en la introducción de esta memoria, una de las aplicaciones directas de la fenología es en la planificación del uso y gestión (conservación) de los recursos naturales, es decir, en función del momento en el que se produzcan las fenofases en una comunidad vegetal, se pueden llevar a cabo determinados usos de los recursos vegetales y por el contrario algunas actividades pueden verse restringidas (Pérez Latorre, 2015). Desde que comienza la elongación de los dolicoblastos o braquiblastos y la consiguiente prefloración, floración, fructificación y dispersión de las comunidades, se recomienda que se limiten los usos de **pastoreo**, ya que el ganado puede dañar dichas estructuras y, por tanto, se podría ver afectada la supervivencia de

las comunidades. También es importante tener en cuenta la parada fenológica que sufre la vegetación en el verano. Sin embargo, durante el resto del año y gracias a la presencia de ramas del tipo braquiblastos (ramas que poseen cierta capacidad de respuesta ante las perturbaciones, Montserrat-Martí et al., 2004), el pastoreo podría permitirse y de hecho en PB de este estudio existe en la actualidad dicho aprovechamiento.

Con respecto a los **incendios**, hay que tener en cuenta que las plantas que componen este ecosistema son semidecíduas de verano y con desprendimiento basípeto de ramas, lo que indica que se desprenden de una gran cantidad de hojas y ramas, las cuáles quedan en el suelo pudiendo verse incrementado el riesgo de inflamabilidad y la expansión de posibles fuegos. Por ello, se recomienda extremar la precaución en la zona en el verano.

El mejor momento para los usos **melitopalínológicos** coincide con la primavera para las comunidades estudiadas y, por consiguiente, habrá que extremar la precaución en personas sensibles, porque es el momento en el que puede existir un mayor grado de alérgenos presentes en el ambiente.

La **dispersión de diásporas** tiene lugar desde comienzos de junio hasta septiembre, por tanto, éste sería el momento óptimo para la recolección de las mismas con fines conservativos o de viverismo.

Con respecto al uso de las plantas de estos ecosistemas como **medicinales** o **culinarias**, no se observa en la zona una elevada cantidad de plantas que pueden ser empleadas con dichos fines, ni tampoco se tienen datos de que exista dicho uso en la zona. Tampoco se ha propiciado el uso del territorio para la **agricultura** por sus características físicas y químicas. Sin embargo, puesto que hay estudios (Fernández et al., 1999; Peterson et al., 2003; Miranda et al., 2009) que evidencian que los metales acumulados en los tejidos de las plantas pueden pasar a la cadena trófica de otros animales o del ser humano, se recomienda tener en cuenta este aspecto. Siguiendo con las recomendaciones en lo que concierne a salud ambiental, se recomienda extremar precauciones ante posibles inhalaciones de partículas, como las fibras de asbestos, que son muy comunes en este tipo de suelos por la presencia de anfíboles en la composición de la serpentina.

5.2. Planificación del uso y gestión basada en los resultados del estudio ecomorfológico

Las aplicaciones de la ecomorfología están más relacionadas con el estudio de los mecanismos de respuesta de las plantas al medio. En este sentido, se ha visto que los ecosistemas estudiados son definidos por una serie de caracteres funcionales que les confieren la adaptación a las condiciones hostiles del medio en el que crecen. Éstos son por ejemplo los tipos biológicos preferentemente **camefíticos con ramas en dolicoblastos y braquiblastos y de poca altura**, caracteres que están muy relacionados con la supervivencia de las plantas en ambientes mediterráneos. Con respecto a las hojas y el cuerpo de la planta, a pesar de que se detecta poca presencia de espinas, se ha visto una elevada presencia de **tomentosidad** en las hojas. Además, éstas son mayoritariamente malacófilas y de menor tamaño que en otros ecosistemas, lo que indica que estos caracteres permiten a las plantas sobrevivir a la xericidad del medio mediterráneo acrecentada por el efecto del sustrato serpentínico. El tipo de **sistema radical (axonomorfo y con un engrosamiento)** también parece ser el más adecuado para la comunidad estudiada, puesto que se ha comprobado que las plantas apenas ven limitado su crecimiento a lo largo del ciclo fenológico. Por tanto, se ha visto que los ecosistemas serpentínicos estudiados son un gran reservorio de diversidad florística y funcional, debido a que su flora alberga especies endémicas con adaptaciones morfológicas a las extremas condiciones de las serpentinas (Kruckeberg & Bradshaw, 2005; Fernández-Going et al., 2003).

En lo que respecta a los **grupos funcionales** de las plantas que viven sobre las serpentinas ibéricas, la gran cantidad de grupos funcionales obtenidos en este trabajo de tesis doctoral (en capítulos 2: Ecomorfología y Capítulo 3), concuerda con la alta diversidad funcional apuntada por estudios existentes (por ejemplo Tilman & Downing, 1994; Schulze & Mooney, 1993; McCann, 2000). Esta diversidad de grupos funcionales otorga cierta plasticidad funcional a las comunidades estudiadas. No obstante, no todas las especies juegan el mismo papel en el funcionamiento del ecosistema (Grime, 1998; Díaz et al., 2002; Lavorel & Garnier, 2002). Las especies minoritarias o subordinadas constituyen un reservorio de biodiversidad funcional cuya desaparición puede afectar al funcionamiento del ecosistema a más largo plazo, en caso de que aumenten en abundancia tras un cambio en las condiciones ambientales, o bien modular la

abundancia de las especies dominantes a través de la facilitación. (Grime, 1998; Díaz et al., 2005). Por ello, la alta diversidad funcional debe ser muy tenida en cuenta en la gestión de este ecosistema.

5.3. Planificación del uso y gestión basada en el estudio de las categorías de amenaza y/o protección de los serpentínófitos suribéricos.

Las siguientes tablas (1 y 2) muestran las categorías de amenaza y/o protección a nivel estatal, autonómico y europeo de los serpentínófitos obligados (tabla 1), de los preferentes (tabla 2) y de los subserpentínófitos (tabla 2) de los ecosistemas serpentínicos Sur-Ibéricos.

Tabla 1. Categorías de amenaza y/o protección de los serpentínófitos obligados Sur-Ibéricos.

Serpentinófitos obligados	LRESP	LRAND	LEYAND	LEYESP	HABITAT
<i>Allium rouyi</i>	CR	CR	EN	-	-
<i>Alyssum serpyllifolium</i> subsp. <i>malacitanum</i>	-	-	-	-	-
<i>Arenaria capillipes</i>	NT	NT	VU	-	-
<i>Armeria colorata</i>	EN	EN	EN	-	-
<i>Armeria villosa</i> subsp. <i>carratracensis</i>	EN	EN	EN	-	-
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i> var. <i>corunnense</i>	-	-	-	-	-
<i>Bupleurum acutifolium</i>	VU	VU	-	-	-
<i>Centaurea carratracensis</i>	EN	EN	-	-	-
<i>Centaurea haenseleri</i>	EN	EN	-	-	-
<i>Centaurea lainzii</i>	CR	CR	-	-	-
<i>Cephalaria baetica</i>	NT	EN	-	-	-
<i>Euphorbia flavicoma</i> subsp. <i>bermejense</i>	-	-	-	-	-
<i>Iberis fontqueri</i>	VU	VU	-	-	-
<i>Klasea baetica</i>	EN	EN	-	-	-
<i>Linum carratracense</i>	-	-	-	-	-
<i>Notholaena maranthae</i>	-	-	-	-	-
<i>Peucedanum officinale</i> subsp. <i>brachyradium</i>	CR	CR	-	-	-
<i>Saxifraga gemmulosa</i>	VU	VU	-	-	-
<i>Silene inaperta</i> subsp. <i>serpentinicola</i>	EN	EN	-	-	-
<i>Silene fernandezii</i>	EN	EN	EN	-	-
<i>Stachelina baetica</i>	-	-	-	-	-
<i>Teucrium reverchonii</i>	-	-	-	-	-

Tabla extraída y modificada de Pérez Latorre et al. (2013). LRESP: lista roja estatal (Bañares et al., 2003, 2010). LRAND: lista roja andaluza (Cabezudo et al., 2005). LEYAND: Ley autonómica (Decreto 23/2012). LEYESP: Ley estatal (Ley 42/2007 y Real Decreto 139/2011). HABITAT: Directiva Hábitat (Directiva 92/43/CEE).

Tabla 2. Categorías de a menaza y/o protección de los serpentínófitos preferentes y subserpentínófitos.

Serpentinófitos preferentes	LRESP	LRAND	LEYAND	LEYESP	HABITAT
<i>Galium boissieranum</i>	VU	VU	-	-	-
<i>Galium viridiflorum</i>	VU	VU	VU	Protección Especial	EN European Red List / Anexo II
Subserpentínófitos					
<i>Arenaria retusa</i>	-	-	-	-	-
<i>Genista hirsuta</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	-	-	-	-	-
<i>Senecio eriopus</i>	-	-	-	-	-

Tabla extraída de Pérez Latorre et al. (2013). LRESP: lista roja estatal (Bañares et al., 2003, 2010). LRAND: lista roja andaluza (Cabezudo et al., 2005). LEYAND: Ley autonómica (Decreto 23/2012). LEYESP: Ley estatal (Ley 42/2007 y Real Decreto 139/2011). HABITAT: Directiva Hábitat (Directiva 92/43/CEE).

De las tablas 1 y 2 se deduce que el 63 % de los serpentínófitos (17/27) están amenazados según la Lista Roja Estatal y autonómica sin embargo, sólo cinco de los serpentínófitos obligados (19 %) se encuentran protegidos por la legislación andaluza y uno de los serpentínófitos preferentes está protegido por la legislación española, andaluza y europea. Por tanto, el grado de protección no se corresponde con el grado de amenaza que se ha detectado para la flora estudiada, por lo que se propone revisar la

legislación con objeto de otorgar un mayor grado de protección tanto a las especies como al ecosistema serpentínico.

6. Bibliografía

- Adamidis G. C., Kazakou E., Fyllas M. N., Dimitrakopoulos, G. P. 2014. Species Adaptive Strategies and Leaf Economic Relationships across Serpentine and Non-Serpentine Habitats on Lesbos, Eastern Mediterranean. *PLoS ONE* 9(5): e96034.
- Anacker, B., Rajakaruna, N., Ackerly, D., Harrison, S. P., Keeley, J. & Vasey M. 2011. Ecological strategies in California chaparral: interacting effects of soils, climate, and fire on specific leaf area. *Plant Ecol. Divers*: 4 (2-3): 179-188.
- Antonovics J., Bradshaw, A. D., & Turner, R. G. 1971. Heavy metal tolerance in plants. *Advances in Ecological Research* 7: 1-85.
- Aronne, G., Wilcock, C. C. 1997. Reproductive phenology in Mediterranean macchia vegetation. *Lagascalia* 19, 445-454.
- Arroyo, J. 1990. Ritmos climáticos y de floración en matorrales del SW de España. *Lagascalia* 16 (1): 25-50.
- Baker, A. J. M., Proctor, J. & Reeves, R. D. (Eds). 1992. The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils. *Proceedings of the First International Conference on Serpentine Ecology*, University of California, Davis. Intercept, Hampshire, UK. 509 pp.
- Baker, A. J. M. 1987. Metal tolerance. *New Phytologist* 06 (1): 93-111.
- Bañares, A., Blanca, G., Güemes, J., Moreno, J. C. & Ortiz, S. (Eds.). 2003. Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza y Sociedad.
- Bañares, A., Blanca, G., Güemes, J., Moreno, J. C. & Ortiz, S. (Eds.). 2010. Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España. Adenda 2010. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino). Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas. Madrid.
- Box, E. O. 1987. Plant life forms and Mediterranean environments. *Annali Bot.* 45: 7-42.
- Box, E.O. 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science* 7: 309-320.
- Brady, K. U., Kruckeberg, A. R. & Bradshaw, H. D. Jr. 2005. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 36: 243-266.

- Brooks, R. 1987. *Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach*. Dioscorides Press. Portland.
- Cabezudo, B., Talavera, S., Blanca, G., Salazar, C., Cueto, M., Valdes, B., Hernández Bermejo, J. E., Herrera, C. M., Rodríguez Hiraldo, C. & Navas, D. 2005. Lista Roja de la Flora vascular de Andalucía. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J.G., Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51:335-380.
- Cabezudo, B., Navarro, T., Pérez Latorre, A. V., Nieto Caldera, J. M. & Orshan, G. 1992. Estudios fenomorfológicos en la vegetación del sur de España. I. *Cistus*. *Acta Bot. Malacitana* 17: 229-237.
- Cabezudo, B., Navarro, T., Pérez Latorre, A. V., Nieto Caldera, J. M. & Orshan, G. 1993: Estudios fenomorfológicos en la vegetación del sur de España. II. Alcornocales mesomediterráneos (Montes de Málaga, Málaga). *Acta Bot. Malacitana* 18: 179-188.
- Caritat, A., Pérez Latorre, A. V. & Romo, A. 1997. The distribution of ecomorphological types as related to altitude in the Montseny mountain range (NE Spain). A preliminary study. *Sci. Gerunden.* 23: 63-71.
- Castro Díez, P. & Montserrat Martí, G. 1998. Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanaerophytes from *Quercus ilex* communities of NE Spain. *Plant Ecol.* 139: 103-112.
- Danin, A. & Orshan, G. 1990. The distribution of Raunkiaer life forms in Israel in relation to the environment. *J. Veg. Sci.* 1: 41-48.
- Di Castri, F., Goodall, D. W. & Specht, R. L. 1981. Mediterranean-type shrublands. In: Goodall, D.W. (Ed.). *Ecosystems of the World* 11. Elsevier. Amsterdam. pp. 643.
- Díaz, S., Gurvich, D.E., Pérez Harguindeguy, N. & Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Bol. Soc. Argent. Bot.* 37: 135-140.
- Díaz, S., Tilman, D., Fargione, J., Chapin III, F.S., Dirzo, R., Kitzberger, T., Gemmill, B., Zobel, M., Vilà, M., Mitchell, C., Wilby, A., Daily, G. C., Galetti, M., Laurance, W. F., Pretty, J., Naylor, R., Power, A. & Harvell, D. 2005. Biodiversity regulation of ecosystem services. In: Hassan, R., Scholes, R. & Ash, N. (Eds.). *Ecosystems and*

- human well-being: Current state and trends. Island Press. Washington D.C. pp. 297-329.
- Escudero, A., Palacio, S., Maestre, F. T. & Luzuriaga, A. L. 2015. Plant life on gypsum: a review of its multiple facets. *Biological Reviews* 90: 1-18.
- Fernández-Goñi, B. M., Anacker, B. L., Harrison, S. P. 2003. Temporal variability in California grasslands: soil type and species functional traits 2 mediate response to precipitation. *Ecology* 93(9): 2104-14.
- Fernández-Goñi, B. M., Harrison, S. P., Anacker, B. L., & Safford, H. 2013. Climate interacts with soil to produce beta diversity in Californian plant communities. *Ecology* 94: 2007-2018. Cross Ref. Medline Web of Science.
- Fernández, S., Seoane, S. & Merino, A. 1999. Plant heavy metal concentrations and soil biological properties in agricultural serpentine soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 30 (13-14): 1867-1884.
- Floret, C., Galan, M. J., Le Floch, E., Orshan, G. & Romane, F. 1987. Growth form as a tool in characterising vegetation of small areas. A trial in a Mediterranean environment. *Vegetatio* 71: 3-11.
- Floret, C., Galan, M. J., Le Floch, E., Orshan, G. & Romane, F. 1990. Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient: tools for studying vegetation. *J. Veg. Sci.* 1: 71-80.
- Fonseca C. R., Overton J. Mc. C., Collins B, Westoby, M. 2000. Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients. *J. Appl. Ecol.* 88: 964-977.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical. *Bignoniaceae*. *Biotropica* 6: 64-8.
- Guàrdia Rúbies, R., Casas Arcarons, C. & Ninot i Sugrañes, J. M. 1998. Phenological patterns in Mediterranean pastures and scrubs of catalonia. *Acta Botanica Barcinonensia*. Vol.: 45.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86: 901-910.
- Groom, P. & Lamont, B. 2015. *Plant Life of Southwestern Australia Adaptations for Survival*. De Gruyter open. 268 pp.
- Harrison S. & Rajakaruna, N. 2011. *Serpentine: The Evolution and Ecology of a Model System*. 464 pp.

- Herrera, J. 1986. Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, south Spain. *Vegetatio* 68: 91- 98.
- Herrera, J. 1987. Biología reproductiva de algunas especies del matorral de Doñana. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44(2): 483-497.
- Herrera, C. M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *Am. Nat.* 140: 421-446.
- Halevy, G. & Orshan, G. 1973. Ecological studies on *Acacia* species in the Negev and Sinai. II Phenology of *Acacia raddiana*, *A. tortilis* and *A.gerrardii* ssp. *negevensis*. *Israel J. Bot.* 22: 120-138.
- Hoffmann, A. & Kummerow, J. 1978. Root studies in the Chilean matorral. *Oecologia* 32: 57-69.
- Hoffmann, A. J. & Walker, M. J. 1980. Growth habits and phenology of drought - deciduous species in an altitudinal gradient. *Can. J. Bot.* 58: 1789-1796.
- Inouye, D. & McKinney, A. 2012. Community Phenology. In *Oxford Bibliographies Online: Ecology*. Ed. David Gibson. Oxford University Press. New York.
- Keshet, M. A., Danin, A. & Orshan, G. 1990. Distribution of ecomorphological types along environmental gradients in Israel: 1. Renewal bud location and leaf attributes. *Ecologia Mediterranea*. 16: 151-161.
- Krause, W. 1958. Andere Bodenspezialisten. *Handb.Pflanzenphysiol.* 4: 755-806.
- Kazakou, E., Dimitrakopoulos P. G, Baker, A. J., Reeves, R. D. & Troumbis, A. Y. 2008. Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: from species to ecosystem level. *E. Biol. Rev.* 83: 495-508.
- Kummerow, J. 1981. Structure of roots and root systems. In: Di Castri, F., Goodall, D. W., Specht, R. L (Eds.). *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier. Amsterdam. pp. 269-288.
- Kummerow, J. 1983. Comparative phenology of Mediterranean-type plant communities. Páginas: 300-317 en: F. J. Kruger, D. T. Mitchell y J. U. M. Jarvis (editores). *Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients*. Springer-Verlag. Berlín.
- Kummerow, J., Montenegro, G., Krause, D. 1981. Biomass, phenology and growth. In: Miller, P. C. (Ed.). *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Springer. New York. pp. 69-96.

- Kruckeberg, A. R. 1954. The ecology of serpentine soils: A symposium. III. Plant species in relation to serpentine soils. *Ecology* 35: 267-74.
- Kruckeberg, A. R. 1984. California serpentines: Flora, vegetation, geology, soils, and management problems. University of California Press. Berkeley. California, USA.
- Kruckeberg, A. 2002. Geology and plant life. University Press. Washington. 304 pp.
- Le Roux, A., Perry, P. & Kyriacou, X. 1989. South Africa. In: Orshan G. (Ed.). Plant Phenomorphological Studies in Mediterranean Type Ecosystems. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. pp. 159-346.
- Laguna, E. 1995. Fenología de la flora y comunidades vegetales de la serie del carrascal basófilo mesomediterráneo en la Umbría del Fresnal de Buñol (Sierra de la Malacara, Valencia). Tesis Doctoral: n1 055-21. Servei de Publicacions. Universitat de Valencia. 1986 pp.
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Func. Ecol* 16: 545-556.
- Macnair, M. R. & Gardner, M. 1998. The evolution of edaphic endemics. In: Howard D. J., Berlocher S. H. (Eds.). Oxford University Press. New York. pp. 157-171.
- Martín, J. & Escarre, A. 1980. Datos de fenología, reducción de hoja y variaciones estacionales de la composición foliar, en cuatro especies del matorral costero del Mediterráneo meridional ibérico. *Mediterránea* 4: 68-88.
- Milla R., Castro-Díez, P. & Montserrat-Martí, G. 2009. Phenology of Mediterranean woody plants from NE Spain: synchrony, seasonality, and relationships among phenophases. *Flora* 205 (3): 190-199.
- Miranda, M., Benedito, J. L., Blanco-Penedo, I., López-Lamas, C., Merino, A., López-Alonso, M. 2009. Metal accumulation in cattle raised in a serpentine-soil area: relationship between metal concentrations in soil, forage and animal tissues. *J. Trace Elem. Med. Biol.* 23 (3): 231-8.
- Mooney, H. A. & Kummerow, J. 1981. Phenological development of plants in Mediterranean-climate regions. In: Di-Castri, F., Goodall, D. W., Specht, R. L., (Eds.). Mediterranean-type shrublands. Elsevier. Amsterdam. pp. 303-307.
- Mooney H. A., & Dunn, E. L. 1970. Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* 24: 292-303.

- Montenegro, G. 1986. Formas de crecimiento: su definición y naturaleza de sus adaptaciones al ambiente utilizando el sistema de monocaracteres. Rev. Acad. Col. Cien. Exac. Fis. Nat. 16 (61): 11-20.
- Montenegro, G. 1987. Quantification of Mediterranean plant phenology and growth. In: plant response to stress. Functional analysis in Mediterranean ecosystems. Tenhunen, J. D., Catarino F. M., Lange, O. L. & Oechel, W. C. (Eds.). Springer-Verlag. Berlin. pp. 469-488.
- McCann K. S. 2000. The diversity-stability debate. Nature 405: 228-233.
- Macnair MR. 1983. The genetic control of copper tolerance in the yellow monkey flower *Mimulus guttatus*. Heredity 50: 283-93.
- Miller, P. C. & Ng, E. 1977. Root biomass ratios in shrubs in southern California and Chile Central. Madroño 24: 215-223.
- Montenegro, G. 1986. Formas de crecimiento: su definición y naturaleza de sus adaptaciones al ambiente utilizando el sistema de monocaracteres. Rev. Acad. Col. Cien. Exac. Fis. Nat. 16 (61): 11-20.
- Montenegro, G., Ávila, G., Aljaro M. E., Osorio, R. & Gómez, M. 1989. Chile. In: Orshan G. (Ed.). Plant Phenomorphological Studies in Mediterranean Type Ecosystems. Kluwer Academic Publishers. Dodrecht. pp. 347-387.
- Montserrat- Martí, G., Palacio, S. & Milla, R. 2004. Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. In: Valladares, F. (Ed.). Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A. Madrid. pp. 129-162.
- Navarro, T., Nieto-Caldera, J. M., Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo B. 1993. Estudios fenomorfológicos en la vegetación del sur de España. III. Comportamiento estacional de una comunidad de badlands (Tabernas, Almería. España). Acta Bot. Malacitana 18: 189-198.
- Navarro, T. & Cabezudo, B. 1998. Estrategias fenomorfológicas de especies de un matorral mediterráneo (Andalucía, España). Acta Bot. Malacitana 23: 133-148.
- Nemani, R. & Running, S. W. 1996. Implementation of hierarchical global vegetation classification in ecosystem function models. J. Veg. Sci. 7: 337-346.
- Noble, I. R. & Gitay, H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. J. Veg. Sci. 7: 329-336.

- O'Neill, S. D. 1997. Pollination regulation of flower development. *Annu Rev Plant Biol* 48: 547-574.
- Ornduff, R. 1974. *An Introduction to California Plant Life*. Berkeley and Los Angeles: university of California Press.
- Orshan, G. 1963. Seasonal dimorphism of desert and Mediterranean chamaephytes and its significance as a factor in their water economy. In: Rutter, A. J. & Whitehead, F. H., (Eds.). *The water relations of plants*. Blackwell Sci. Pub. London. pp. 207-222.
- Orshan, G. (Ed.). 1989. *Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Kluwer Acad. Pub. Dordrecht. 404 pp.
- Orshan, G. 1986. Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Ann. Bot.* 44: 7-38.
- Orshan, G., Le Roux, A. & Montenegro, G. 1984. Distribution of monocharacter growth form types in mediterranean plant communities of Chile, South Africa and Israel. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 131: 427-439.
- Palacio, S., Millard, P. & Montserrat-Martí, G. 2006. Aboveground biomass allocation patterns within Mediterranean sub-shrubs: a quantitative analysis of seasonal dimorphism. *Flora* 201: 612-622.
- Palacio, S. & Montserrat-Martí, G. 2006. Comparison of the bud morphology and shoot growth dynamics of four species of Mediterranean subshrub growing along an altitudinal gradient. *Bot. J. Linn. Soc.* 151: 527-539.
- Parsons, R. F. 1976. Gypsophily in plants. A review. *American Midland Naturalist* 96: 1-20.
- Pichi-Sermolli, R. E. G. 1948. Flora e vegetazione delle serpentine e delle altre ofiolita dell'Alta valle del Tevere. *Webbia* 6: 1-378.
- Pereira, J. S., Beyschlag, G., Lange, O. L., Beyschlag, W. & Tenhunen, J. D. 1987. In: Tenhunen, J. D., Catarino, F. M., Lange, O. L. & Oechel, W. C (Eds.). *Comparative phenology of four mediterranean shrub species growing in Portugal. Plan response to stress. Functional analysis in Mediterranean*. Springer-Verlag. Berlin. pp. 503-513.
- Pate, J. S., Dixon, K. W. & Orshan, G. 1984. Growth and life form characteristics of Kwongan species. In: Pate J. S. & Burds J. S. (Eds.). *Kwongan-Plantlife in the sandplain*. University of Western Australia. pp. 84-100.

- Pérez Latorre, A. V., Caritat, A. & Vilar, L. 2001. Use of growth form for describing and comparing *Quercus suber* forest in the Iberian Peninsula. *Phytocoenologia* 31: 109-121.
- Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo, B. 2009. Ecomorfología y Fenomorfología: datos fundamentales para el conocimiento de las adaptaciones y la fenología de la vegetación mediterránea. Quinto congreso forestal.
- Pérez Latorre, A. V., Cabezudo, B., Navarro, T. & Nieto, J. M. 1996. Caracterización fenológica y ecomorfológica de alcornocales andaluces (Málaga, España). *Anales J. Bot. Madrid* 54: 554-560.
- Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo, B. 2002. Use of monocharacteristic growth forms and phenological phases to describe and differentiate plant communities in Mediterranean-type ecosystems. *Plant Ecol.* 161: 231-249.
- Pérez Latorre, A. V. & Cabezudo, B. 2006. Phenomorphology and eco-morphological characters of *Rhododendron lauroid* forests in the Western Mediterranean (Iberian Peninsula, Spain). *Plant Ecol.* 187: 227-247.
- Pérez Latorre, A. V., Gavira, O. & Cabezudo, B. 2007. Ecomorphology and phenomorphology of Mediterranean heathlands (SW Iberian Peninsula). *Phytocoenologia* 37: 239-268.
- Pérez Latorre, A. V., Gavira, O. & Cabezudo, B. 2009. Phenomorphology and ecomorphological characters of *Maytenus senegalensis* L. shrublands in the Iberian Peninsula: a comparison with other Mediterranean plant communities. *Flora* 205: 200-210.
- Pérez Latorre, A. V., Hidalgo Triana, N. & Cabezudo, B. 2013. Estado de conservación de la flora serpentínófila del Sur de la Península Ibérica. 6 ° Congreso de Biología de la Conservación de Plantas Murcia. Comunicación presentada “6º Congreso de Biología de la Conservación de Plantas” y publicada en libro de comunicaciones.
- Pérez Latorre, A. V. 2015. Proyecto “Seguimiento de los tipos funcionales fenofásicos y ecomorfológicos en los hábitats de Parques Nacionales de montaña como fundamentos para su gestión adaptativa y su recuperación”.
- Peterson, L. R., Trivett, V., Baker, A. J. M., Aguiar, C. & Pollard, A. J. 2003. Spread of metals through an invertebrate food chain as influenced by a plant that hyperaccumulates nickel. *Chemoecology* 13.2: 103-108.

- Pichi-Sermolli, R. E. G. 1948. Flora e vegetazione delle serpentine e delle altre ofiolita dell'Alta valle del Tevere. Webbia 6: 1-378.
- Puntieri, J., Barhélémy, D., Mazzini, C. & Brion, C. 2002. Periods of organogenesis in shoots of *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oersted Nothofagaceae. Ann. Bot 89: 115-124.
- Proctor, J. & Woodell, S. R. J. 1975. The ecology of serpentine soils. Advances in Ecological Research 9: 255-366.
- Roberts, B. A. & Proctor, J. 1992. The ecology of areas with serpentinized rocks. A world view. Kluwer academic publishers. Dordrecht. 429 pp.
- Raunkiaer, C. 1934. The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography; Being the Collected Papers of C. Raunkiaer. Clarendon Press. Oxford.
- Raunkier, C. 1904. Biological types with reference to the adaptation of plants to survive the unfavourable season. In: Raunkier C. Life forms of plants and plant geography. Oxford Clarendon Press. 632 pp.
- Rivas Martínez, S., Díaz, T. E., Fernández González, F., Izco, J., Loidi, J. & Penas, A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Itinera Geobot. 15 (2): 433-922.
- Rune, O. 1953. Plant life on serpentines and related rocks in the North of Sweden. Acta Phytogeog. Suecica 31: 1-139.
- Romane, F. 1987. Efficacité de la distribution des formes de croissance pour l'analyse de la végétation à l'échelle régionale. Thèse Docteurés science, Marseille.
- Safford, H. D. & Harrison, S. 2004. Fire effects on plant diversity in serpentine vs. sandstone chaparral. Ecology, 85 (2): 539-548.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. Popul. Ecol. 43: 77-86.
- Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (Eds.). 1993. Biodiversity and Ecosystem Function. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Smith, R. A. H. & Bradshaw, A. D. 1979. The Use of Metal Tolerant Plant Populations for the Reclamation of Metalliferous Wastes. Journal of Applied Ecology. Vol. 16 (2): 95-612.
- Spasojevic M. J., Damschen, E. I. & Harrison, S. 2012. Patterns of seed dispersal syndromes on serpentine soils: examining the roles of habitat patchiness, soil infertility and correlated functional traits. Plant Ecol. Divers. 7 (3): 401-410.

- Tébar, F. J., Gil, L., & Llorens, L. 2004. Flowering and fruiting phenology of a xerophytic shrub community from the mountain of Mallorca (Balearic islands, Spain). *Plant Ecol.* 174: 293-303
- Tibbetts, R. A., & Smith, J. A. C. 1992. Vacuolar accumulation of calcium and its interaction with magnesium availability. In: Baker, A. J. M., Proctor, J. & Reeves, R. D (Eds.). *The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils. Proceedings of the First International Conference on Serpentine Ecology* Intercept, Andover, UK. pp. 367-73.
- Tilman, D. & Downing, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Vera, M. L. 1995. Efecto de la altitud en la fenología de la floración en especies arbustivas del norte de España. *Lagascalia* 18:3-14.
- Woodward, F. I., & Diament, A. D. 1991. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Funct. Ecol.* 5: 202-12.
- Whittaker, R. H. 1954. The ecology of serpentine soils. *Ecology* 35: 258-288.
- Wright, J. W., Stanton M. L. & Scherson R. 2006. Local adaptation to serpentine and non serpentine soils in *Collinsia sparsiflora*. *Evol. Ecol. Res.* 8: 1-21.

Apéndice I.- Principales caracteres ecomorfológicos de los *brezales, **jarales, de las comunidades serpentinícolas de PB y PA, y del chaparral serpentinícola de California.

Comunidad vegetal / Carácter ecomorfológico	Brezal	Jaral	Matorral serpentinícola Sur-Ibérico		Chaparral serpentinícola de California
			PB	PA	
Localización de las yemas de renovación	Caméfitos-nanofanerófitos	Caméfitos-nanofanerófitos	Caméfitos	Caméfitos	Fanerófitos
Espinescencia (% de especies)	Escasa (11 %)	Escasa (18 %)	Escasa (12 %)	Escasa (12 %)	Escasa (12 %)
Estratificación	2 sustratos	mono-estratificada	2 sustratos	2 sustratos	2 sustratos
Altura máxima de las plantas	1,60 m.	3,50 m.	100 cm.	200 cm.	500 cm.
Desprendimiento periódico de órganos	Ramas	Ramas	Ramas	Ramas	Hojas
Consistencia de la corteza	Lisa y escamosa	Lisa y escamosa	Lisa, fibrosa y flecosa	Lisa, fibrosa y flecosa	Principalemente estriada. Fibrosa y escamosa
Consistencia de la hoja	Malacófilas predominantemente	Malacófilas predominantemente	Malacófilas predominantemente	Malacófilas predominantemente	Malacófilas predominantemente y también semi-esclerófilas y esclerófilas
Tomentosidad de la hoja (% de especies)	56%	63%	65%	72%	56%
Tamaño de las hojas de los dolíoblastos (cm ²), rango y media	0,25-2,25 (1,91)	12,25-20,25 (14)	0,25-12,25 (4,37)	0,25-12,25 (2,92)	0,25-12,25 (4,9)
Tallos fotosintéticos (% especies)	22%	27%	20%	19%	6%
Duración de la vida de las hojas de los dolíoblastos (media)	10,7 meses	6,5 meses	3, 93 meses	4, 4 meses	9,93 meses
Duración de la vida de las plantas (media)	13,1 años	16 años	5-6 años	8 años	9,25 años
Regeneración post-fuego (vegetativa)	50%	Ausente en la mayoría	58%	64%	78 %
Estación principal de crecimiento de tallos	Bi-multiestacional	Bi-multiestacional	Bi-multiestacional	Bi-multiestacional	Primavera o biestacional
Principal estación de floración	Primavera	Primavera-comienzos de verano	Primavera-comienzos de verano	Primavera-comienzos de verano	bi-multiestacional
Tipo de fruto	Predominantemente seco	Predominantemente seco	Predominantemente seco	Predominantemente seco	Seco y carnoso
EBC	0,29	0,4	0,2	0,18	3,31
Fases fenológicas	Brezal	Jaral	Matorral serpentinícola Sur-Ibérico		Chaparral serpentinícola de California
			PB	PA	
FBF	Primavera	Primavera-verano	Primavera	Primavera	-
F	Primavera	Primavera-verano	Primavera-verano	Final primavera-verano	-
FS	Primavera	Verano	Verano	Verano	-
SD	summer-autumn	Verano-otoño	Verano	Verano	-
DVG	Primavera	Primavera-verano	Todo el año excepto verano	Todo el año excepto verano	-
LSD	summer	Verano	Verano	Verano	-
BVG	Todo el año	Todo el año	Todo el año excepto verano	Todo el año excepto verano	-
LSB	Verano	Todo el año	Verano	Verano	-
Clase fitosociológica	<i>Calluno-Ulicetea</i>	<i>Cisto-Lavanduletea</i>	<i>Cisto-Lavanduletea</i>	<i>Cisto-Lavanduletea</i>	<i>Heteromelo arbutifoliae-Quercetea agrifoliae</i>

* brezales (Pérez Latorre et al., 2007); ** jarales (Pérez Latorre & Cabezedo, 2002)



Capítulo 5

Fenología y su dependencia de factores climático-ambientales

Capítulo 5

Fenología y su dependencia de factores climático-ambientales

1. Introducción

La plasticidad floral o vegetativa de las especies en su respuesta frente al medio -adecuación fenológica- y la posibilidad de **modelizar** dicha respuesta, constituyen un tema que ha sido estudiado en profundidad desde los 50 (Laguna, 1995). Existen referencias que hablan de las relaciones entre los **ciclos climáticos** y los **fenológicos** en regiones con clima de cierta estacionalidad, siendo esta correspondencia particularmente notable para la fenología de la floración en regiones de **clima Mediterráneo** (Mooney et al., 1974; Reader, 1984). En general, los factores ambientales que se han propuesto como los propulsores de la floración son el **fotoperíodo**, la **temperatura** (Ahlgreen, 1957; Neff & Simpson, 1990; Kaul et al., 1991; Callow et al., 1992) y la **precipitación**, con diferente importancia según las especies y las regiones (Arroyo, 1990). La precipitación es una variable a tener en cuenta, pero la **humedad del suelo** también es importante como indicó Kummerow (1983), ya que ésta determina que las plantas puedan crecer (Caprio & Snider, 1991). Para que el crecimiento ocurra, las plantas requieren incrementar la hidratación de sus yemas y sus tallos (Bradford & Hsiao, 1982; de Fay et al., 2000). La tendencia general observada es que, cuando aumentan las temperaturas, se desencadena la floración de las plantas (Arroyo, 1990; Kummerow, 1983), aunque dicha fenofase no requiere tanta energía ni tanta humedad como necesita la fenofase vegetativa de **crecimiento** (Kummerov, 1983). Existen otros trabajos (por ejemplo Laguna, 1995) que muestran tendencias más específicas: una misma especie puede modificar su comportamiento fenológico en función de la tipología o estructura del **hábitat**, o en función de la **sensibilidad microclimática** de la planta (Jackson, 1966; Schemske et al., 1978). A nivel de individuo o especie, la floración puede alargarse o iniciarse en función de factores microclimáticos (Tebar & Llorens, 1992) o por el efecto del sombreado y protección generado por la cubierta arbórea (Escribano et al., 1993).

Los eventos de frío y calor, junto con la presencia de viento, poseen evidente trascendencia en determinadas especies en los tiempos de emisión foliar y floral. Además estas especies suelen aparecer con desfase temporal respecto al comportamiento de las mismas especies pero en ecosistemas más benignos (Laguna, 1995). Finalmente, estos comportamientos pueden verse afectados por anomalías o perturbaciones producidas por el hombre, que pueden surgir de manera espontánea, dificultando la modelización.

Por otro lado, es característica del clima **Mediterráneo** una fuerte **variación interanual** principalmente en la **precipitación** (Lines Escardo, 1970), lo que lleva a estudiar la fenología **en diferentes ciclos** e incluso al estudio de la fenología con respecto a las variables ambientales con cierto **desfase temporal** (Arroyo, 1990). Y no sólo eso, la fenología, la adaptación y el desarrollo de las plantas están muy determinados por límites o controles térmicos: **temperaturas umbrales** o **ceros fisiológicos**. Esto significa que, por debajo del umbral mínimo o por encima del umbral máximo, la actividad celular y el desarrollo del organismo pueden verse inhibidos (Summerfield et al., 1987). Por tanto, se puede afirmar que, conociendo los valores de los umbrales térmicos de una especie vegetal, se pueden determinar sus ambientes de adaptación. Otro control térmico importante que determina los niveles de desarrollo es la **temperatura óptima**, ya que cuando la planta habita bajo un régimen de temperatura óptima, se obtienen mayores tasas de desarrollo (González et al., 2011).

Con este trabajo, se pretende obtener información acerca de los umbrales de temperatura y de precipitación para los serpentinófitos Sur-Ibéricos estudiados y conocer mejor su comportamiento fenológico. Así, el **objetivo** primordial de este capítulo es ver si las variables fenológicas, ya sean vegetativas o reproductivas (FBF, F, FS, DS, DVG, BVG) y a nivel de especie, responden a variaciones ambientales particulares de la precipitación, humedad del suelo, temperatura ambiental o temperatura edáfica.

2. Materiales y Métodos

2.1. Variables ambientales climáticas: Temperatura y Precipitación

Se tomó un registro diario de la temperatura ambiental (" T_A "), y de la precipitación, (" P ") (la metodología concreta está detallada en el capítulo "Área y taxones de estudio":

apartado 3), para ambas parcelas y durante el período de estudio de octubre de 2011 a octubre de 2013. Las estaciones meteorológicas y los servidores utilizados se han especificado en el apartado señalado anteriormente. Se tomó el registro de T_A del mismo día de muestreo. Sin embargo, para los datos de P se toma la precipitación acumulada de cada mes.

2.2. Variables ambientales *in situ*: temperatura a nivel del suelo y humedad del suelo

Durante el período de muestreo (años 2011-2013), se tomaron datos de la temperatura y la humedad *in situ*, utilizando los medidores indicados en el capítulo “Área y taxones de estudio”: apartado 4. La temperatura se tomó a 1 cm. y a 10 cm. de profundidad en el suelo (“ T_1 ” y “ T_{10} ”, respectivamente). La humedad (“ H ”), se tomó a 20 cm. de profundidad en el suelo, coincidiendo con la profundidad media a la que pueden alcanzar las raíces de plantas de ecosistemas similares (Navarro & Cabezudo, 1998; Pérez Latorre et al., 2007). De cada variable (T_1 , T_{10} , y H) y durante los dos años de muestreo (de octubre 2011 a septiembre 2013), se tomaron 5 medidas en cada una de las parcelas (PB y PA) distribuidas espacialmente de la siguiente manera: 4 medidas cerca de cada uno de los 4 ángulos de la parcela y 1 en el centro de la parcela.

2.3. Análisis estadístico

2.3.1. Correlaciones de Pearson

Para detectar si existe algún grado de covariación entre las variables estudiadas, se llevaron a cabo correlaciones de Pearson, utilizando el software SIGMAPLOT 11.0. Las variables utilizadas fueron H , P , T_A , T_1 y T_{10} de ambas parcelas de estudio (PB y PA).

2.3.2. ANOVAS

Para ver si las variaciones de humedad, temperatura y precipitación a lo largo de los dos años de muestreo eran significativas, realizamos una serie de ANOVAS de dos vías, donde los factores eran el año y el mes de muestreo y las variables analizadas fueron H , T_A , T_1 , T_{10} , y P de cada parcela de estudio (PB y PA). Debido a que el período de muestreo va desde octubre de 2011 a septiembre de 2013, para poder comparar pares

de meses dentro de un mismo año, los ANOVAS fueron realizados en dos grupos de datos: por un lado octubre, noviembre y diciembre del año 2011 con octubre, noviembre y diciembre del año 2012; y por otro los meses de enero, febrero, marzo, abril, mayo, junio, julio, agosto y septiembre de 2012 con enero, febrero, marzo, abril, mayo, junio, julio, agosto y septiembre de 2013. Sin embargo, para el caso de la variable humedad se hizo otro grupo más, que fue octubre de 2011 con octubre de 2013 debido a la gran varianza que ésta presentaba. Fue necesario hacer algunas transformaciones a las variables, puesto que no pasaron el test de normalidad y sí el de homocedasticidad. En los análisis de PB, se hicieron las siguientes transformaciones: las variables P, H, T_1 y T_{10} se transformaron mediante la raíz cuadrada y T_A se transformó al cuadrado. En los análisis de PA: la variable H se transformó de forma exponencial, T_A fue modificada con el logaritmo neperiano y T_1 y P fueron transformadas mediante la raíz cuadrada.

2.3.3. Regresiones logísticas binarias

El otro análisis estadístico realizado ha sido la regresión logística binaria con un modelo de regresión no lineal. Se ha utilizado como herramienta predictiva para estimar la probabilidad de que, bajo ciertas condiciones ambientales de temperatura, humedad o precipitación, tengan o no lugar eventos fenológicos como el crecimiento o la floración en los taxones estudiados, utilizando para ello el modelo Logit.

Para cada planta de cada una de las parcelas de estudio, se establecieron relaciones entre cada una de las variables dependientes de tipo fenológico (DVG y BVG, FBF, F, FS, SD), y las posibles variables independientes expuestas anteriormente (T_A , T_1 , T_{10} , P y H). Se utilizó un modelo simple con cada variable independiente por separado (es decir, la función logit se reducía a $\alpha + \beta x$).

A cada una de las variables dependientes, se asignaron valores binarios correspondiendo el valor 1 a la ocurrencia de un evento fenológico o fenofase y el valor 0 a la ausencia de dicho evento. Para ello, cada uno de los calendarios fenológicos de los taxones estudiados, se ha transformado a datos de presencia-ausencia de fenofases. Se han utilizado los datos de los dos años de muestreo fenológico. Para las variables DVG y BVG, se han tenido en cuenta tanto los crecimientos de menos de 1 cm. (formación de hojas) como las elongaciones a partir de 1 cm., con objeto de ver a qué variables ambientales responden ambos tipos de crecimientos. Pero para los taxones que no

detienen su crecimiento a lo largo de todo el año, como son: *Lavandula stoechas*, *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, *Stachelina baetica*, y *Teucrium reverchonii* para PB y *Alyssum serpyllifolium* subsp. *malacitanum*, *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* y *Lavandula stoechas* en PA, se ha obviado el fenómeno de la formación de hojas y lo que se ha tenido en cuenta es la elongación verdadera (crecimientos a partir de 1-2 cm. de longitud) de cada una de las ramas con objeto de detectar qué variables explican dicha elongación.

En el caso de las variables independientes (ambientales climáticas y ambientales *in situ*), se halló el valor medio de cada mes a partir de los registros diarios de T_A . Para P se utilizó el valor medio mensual. Y para el resto de variables (T_1 , T_0 y H), se halló el valor medio de las 4 medidas tomadas en la parcela, tomándose este valor como el valor medio mensual. Además, como el efecto de una determinada situación atmosférica se demora en manifestarse activando una fenofase (Arroyo, 1990), se ensayaron dichas variables del mismo mes (para designarla, a esta variable se le añade el subíndice 0, por ejemplo T_{1_0}), del mes anterior (indicada con el subíndice 1, por ejemplo T_{1_1}) y de 2 meses antes (indicada con el subíndice 2, por ejemplo T_{1_2}).

En total, se realizaron 2700 regresiones logísticas binarias por pasos (45 especies \times 6 indicadores de presencia de fenofase \times 5 variables ambientales \times 2 desfases variable ambiental); de éstas, se seleccionaron las que superaron el paso 0 en el algoritmo de cálculo de la regresión (lo que implica que entra una variable predictora pues el modelo mejora al modelo nulo basado solamente en la ordenada en el origen de la función logit). Las regresiones logísticas se llevaron a cabo con el software libre PAST ver. 2.17 (Hammer et al., 2001).

3. Resultados

3.1. Variables ambientales climáticas: Temperatura y Precipitación

Las variables climáticas (T_A y P) se representan en la figs.1 y 2.

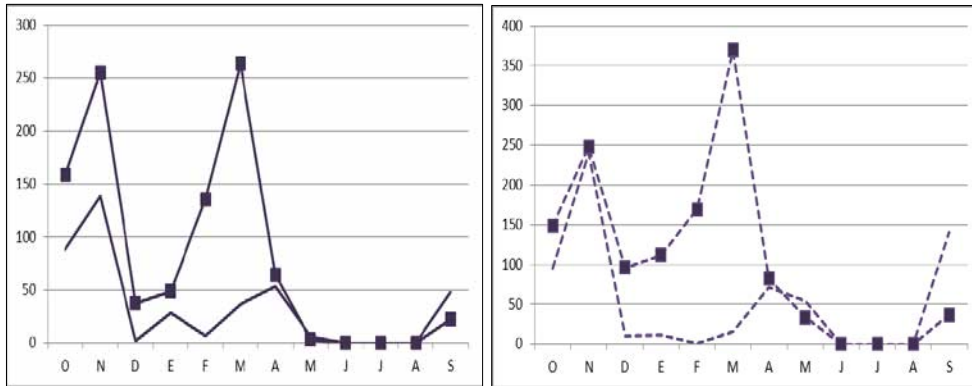


Figura 1. Datos de precipitación, P (en mm.), de PB (izquierda) y PA (derecha). La línea continua/discontinua sin marcador se corresponde al período de 2011-2012 y con marcador cuadrado al período de 2012-2013.

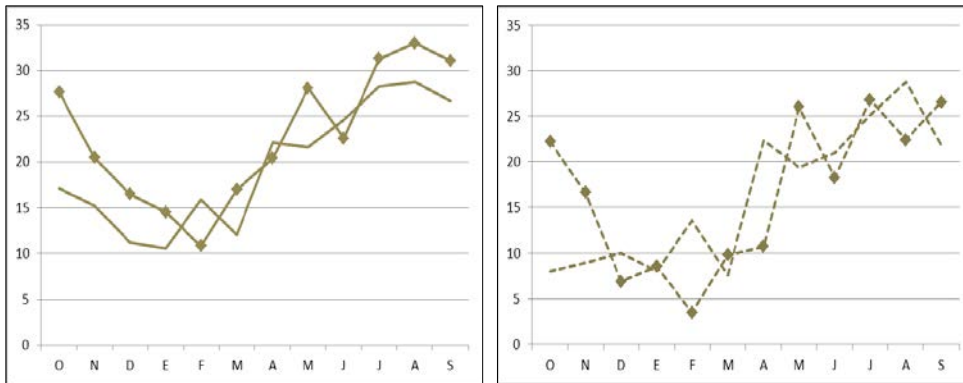


Figura 2. Datos de temperatura ambiental, T_A (en °C), de PB (izquierda) y PA (derecha). La línea continua/discontinua sin marcador se corresponde al período de 2011-2012 y con marcador cuadrado al período de 2012-2013.

Las temperaturas (T_A) y precipitaciones (P) de ambas parcelas (figs. 1 y 2) muestran la estacionalidad del clima Mediterráneo, un clima en el que las temperaturas más elevadas comienzan a producirse en los meses de finales de primavera (mayo) y perduran hasta mediados del verano (agosto). Dichas temperaturas se corresponden con mínimos en los valores de precipitación. Además, se observa que apenas existen

diferencias en la tendencia que siguen las variables climáticas en los dos años de muestreo, aunque sí puede haber diferencias puntuales en determinados meses.

Las precipitaciones (P ; fig. 1) muestran en líneas generales dos picos máximos, uno en otoño y otro en primavera. Éstas son mucho más altas en PA con respecto a PB y el segundo año de muestreo resultaron ser más elevadas para ambas parcelas de estudio. Además, el segundo pico máximo de precipitaciones, que se produce en marzo para ambas parcelas, en PA es ligeramente mayor que en PB, lo que podría explicarse por las pequeñas nevadas que se producen en PA.

Las temperaturas (T_A ; fig. 2) medias máximas alcanzadas en PB son más elevadas (sobrepasan los 30°C) que las alcanzadas en PA (no llegan a los 30°C). Las temperaturas más bajas alcanzadas en PB no bajan de los 10°C y en PA se han registrado valores por debajo de los 5°C .

3.2. Variables ambientales *in situ*: temperatura a nivel del suelo y humedad del suelo

3.2.1. Temperaturas

Las temperaturas T_1 y T_{10} (figs. 3 y 4), muestran la misma tendencia general en las dos parcelas de estudio y para los dos años de muestreo. Sin embargo, ambas temperaturas son ligeramente más elevadas en PA con respecto a PB, al contrario de lo que ocurría con la variable T_A . Especialmente, donde se detectan más diferencias es en T_1 , ya que en PA se registraron temperaturas de hasta 50°C , y en PB dichas temperaturas sólo llegaron hasta los 40°C . Para T_{10} , las oscilaciones y las temperaturas entre PB y PA fueron bastante parecidas y no se registraron temperaturas tan elevadas como en T_1 .

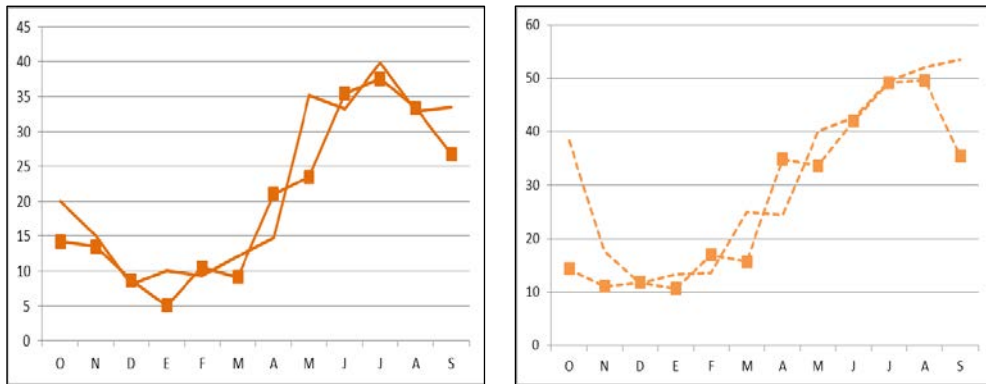


Figura 3. Datos de temperatura a 1 cm., T_1 (en °C), de PB (izquierda) y PA (derecha). La línea continua/discontinua sin marcador se corresponde al período de 2011-2012 y con marcador cuadrado al período de 2012-2013.

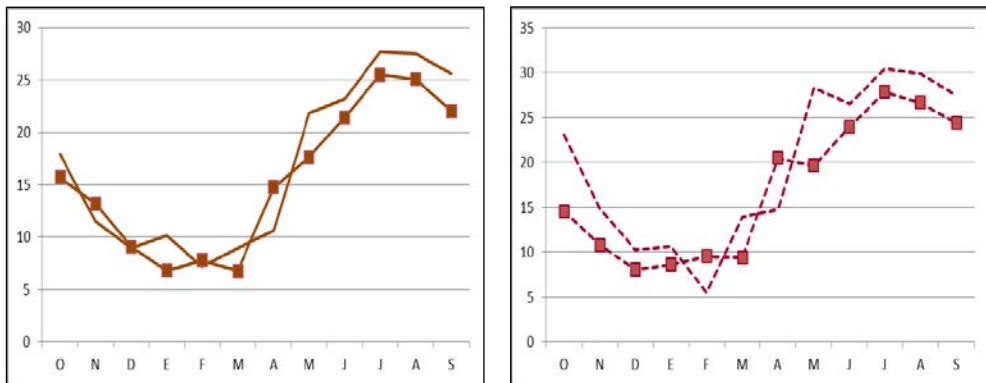


Figura 4. Datos de temperatura a 10 cm., T_{10} (en °C), de PB (izquierda) y PA (derecha). La línea continua/discontinua sin marcador se corresponde al período de 2011-2012 y con marcador cuadrado al período de 2012-2013.

3.2.2. Humedad

La humedad observada en el suelo (H ; fig. 5) fue mucho menor en PA (la humedad rondó el 10-15 %) con respecto a PB (donde la humedad rondó el 20-35 %), para los dos años de muestreo, a pesar de que las precipitaciones en PA fueron mucho más elevadas (fig. 1). Esto puede ser debido a las características de los suelos. Es de destacar la baja

humedad (prácticamente del 0 %) durante el mes de octubre en ambas parcelas de estudio para el primer año de muestreo.

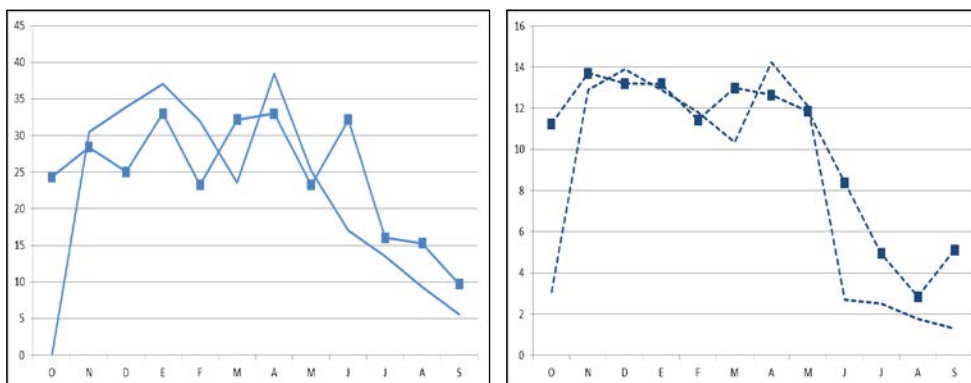


Figura 5. Datos de humedad, H (en % de 0 a 50), de PB (izquierda) y PA (derecha). La línea continua/discontinua sin marcador se corresponde al período de 2011-2012 y con marcador cuadrado al período de 2012-2013.

3.3. Análisis estadístico: ANOVAS y correlaciones

3.3.1. Para los datos de PB

3.3.1.1. Correlaciones de Pearson

Los análisis de correlación realizados indicaron que las variables H y P están inversamente relacionadas con todas las variables de Temperatura (T_A , T_1 , T_{10}). Las variables T_A , T_1 y T_{10} están positivamente correlacionadas ($P < 0.05$) y las variables H y P están positivamente correlacionadas ($P < 0.05$).

3.3.1.2. ANOVAS

En términos generales, los ANOVAS realizados indicaron que no existían diferencias estadísticamente significativas en las variables de humedad, precipitación y temperatura debidas a los años de muestreo (2011 al 2013):

No hubo diferencias significativas en la H en los años de muestreo y las diferencias significativas vinieron dadas por la H en los diferentes meses de cada año. Especialmente, la H en el mes de octubre de 2011 fue muy diferente de la de octubre de

2012 ($P < 0.05$), ya que la H más baja registrada ha sido en octubre de 2011 (0 % de humedad). Tampoco hubo diferencias significativas en la precipitación de los dos años ($P_{\text{año}} = 0.309$ y $P_{\text{mes}} = 0.046$).

En la variable P no se detectaron diferencias significativas debidas al año de muestreo ($P_{\text{año}} = 0.196$).

En T_A , las diferencias vinieron dadas por la interacción entre los factores año y mes ($P < 0.001$). Los valores medios más altos se dieron en el mes de agosto de 2012 y julio de 2013, mientras que los más bajos correspondieron al mes de enero de 2013 seguido de febrero de 2012.

Para T_1 , las diferencias significativas han venido dadas por la interacción entre los meses y los años y prácticamente la temperatura a 1 cm. fue la misma en 2012 y en 2013. Las temperaturas más altas se registraron en el mes de julio, siendo julio de 2013 el mes más caluroso de todos, y las más bajas en febrero.

Para T_{10} , las diferencias significativas han venido dadas por la interacción entre los meses y los años. Los meses más calurosos fueron julio, agosto y septiembre. Las temperaturas a esta profundidad son mucho más constantes (con menores oscilaciones) que el resto de temperaturas.

3.3.2. Para los datos de PA

3.3.2.1. Correlaciones de Pearson

Los análisis de correlación realizados indicaron que las variables H y P están inversamente relacionadas con todas las variables de Temperatura (T_A , T_1 , T_{10}). Las variables T_A , T_1 y T_{10} están positivamente correlacionadas ($P < 0.05$) y las variables H y P están positivamente correlacionadas ($P < 0.05$).

3.3.2.2. ANOVAS

En términos generales, los ANOVAS realizados indicaron que no existían diferencias estadísticamente significativas en las variables de humedad, precipitación y temperatura debidas a los años de muestreo (2011 al 2013):

No se detectaron diferencias significativas en la variable H debida al año de muestreo, ni a los meses ni en la interacción de ellos. Tampoco en la variable precipitación ($P_{\text{año}} = 0.118$ y $P_{\text{mes}} = 0.068$).

En la variable P no se detectaron diferencias significativas debidas al año de muestreo ($P_{\text{año}} = 0.118$).

En T_A tampoco se detectaron diferencias significativas entre los años de muestreo. Las diferencias detectadas venían dadas por la interacción entre los meses y los años, resaltando que septiembre de 2012 fue el mes más caluroso y para el caso de 2013 fue el mes de agosto. El mes de febrero de 2012 fue el mes más frío, con bastantes diferencias significativas con febrero de 2013 y en términos generales 2013 fue más cálido que 2012.

Lo mismo ocurrió con T_1 , donde las diferencias significativas vinieron dadas por la interacción entre el año y el mes. La T_1 más alta se registró en septiembre de 2012, coincidiendo este máximo con el registrado para T_A . Para el año 2013, la T_1 más alta se dio en agosto, coincidiendo nuevamente con el máximo de T_A .

Y por último, en la variable T_{10} tampoco se detectaron diferencias significativas entre los años de muestreo. Las diferencias vinieron dadas por la interacción entre el año y el mes. La temperatura más alta se dio en el mes de julio en ambos periodos de estudio, a diferencia de lo que ocurrió con las otras temperaturas estudiadas.

3.3.3. Regresiones logísticas binarias (para PB y PA)

El Apéndice I (A: regresiones logísticas binarias de PB y B: regresiones logísticas binarias de PA) muestra algunas de las regresiones logísticas binarias obtenidas para las plantas estudiadas, significativas y no significativas. De todas las representadas, sólo consiguen ajustarse al comportamiento de las variables ambientales algunas de las regresiones que resultaron ser significativas (con valor del estadístico G mayor de 10). En general, las regresiones logísticas binarias obtenidas para plantas y fenofases de PB explicaron mejor el comportamiento de las variables fenológicas que las obtenidas en plantas de PA. Es importante señalar que, ninguna de las variables fenológicas obtuvo regresiones significativas con la variable P (P_{-0} , P_{-1} , P_{-2}). Las regresiones obtenidas entre las variables fenológicas y las variables de temperatura utilizadas (T_{A-0} , T_{A-1} , T_{A-2} ;

T_{1_0} , T_{1_1} , T_{1_2} ; T_{10_0} , T_{10_1} , T_{10_2}) fueron mayores que las que se obtuvieron con la variable H ($H_{_0}$, $H_{_1}$, $H_{_2}$). De todas las temperaturas, la T_1 ha sido la que mejor explicaba las variaciones de las variables fenológicas.

Con respecto a las fenofases reproductivas (FBF, F, FS, SD) y vegetativas (DVG y BVG), en general se observa que las fenofases vegetativas son mejor explicadas por las variables ambientales utilizadas.

Si dividimos a las plantas en función de su tipo biológico, las respuestas más significativas halladas son las siguientes:

En las plantas camefíticas herbáceas de PB (*Arenaria montanta* subsp. *intrincata*, *Brachypodium retusum* subsp. *retusum*, *Bupleurum acutifolium*, *Bupleurum rigidum* subsp. *rigidum*, *Carex distachya*, *Euphorbia flavicoma* subsp. *flavicoma*, *Galium boissieranum*, *Linum narbonense* y *Sanguisorba verrucosa*), las variables fenológicas como BVG, DVG e incluso SD y FBF fueron muy bien explicadas por la evolución de T_{1_0} , T_{A_0} , T_{10_0} , T_{10_1} , T_{10_2} , y por H_1 . En las plantas camefíticas herbáceas de PA, las variables fenológicas sólo respondieron a las variables H_1 , T_{1_0} , y T_{10_0} .

En las plantas camefíticas de menor tamaño de PB (*Cistus salviifolius*, *Lavandula stoechas*, *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, *Staehelina baetica*, *Teucrium reverchonii*, *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* y *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*), las variables fenológicas, especialmente DVG, respondieron a factores ambientales como T_{1_1} , T_{10_1} y $H_{_0}$. En PA, en las camefíticas de menor tamaño (*Alyssum serpyllifolium* subsp. *malacitanum*, *Armeria colorata*, *Cistus salviifolius*, *Fumana thymifolia*, *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, *Genista triacanthos*, *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica*, *Lavandula stoechas*, *Linum carratricense* y *Staehelina baetica*), esta respuesta se obtuvo con T_{1_1} en una gran parte de las plantas y especialmente con BVG y DVG.

Por último, para las plantas camefíticas de mayor tamaño o las fanerófitas de PB (*Erica scoparia* subsp. *scoparia*, *Halimium atripicifolium* subsp. *atripicifolium*, *Phlomis purpurea*, *Ulex baeticus* y *Digitalis obscura* subsp. *laciniata*) y de PA (*Cistus populifolius*, *Erica scoparia* subsp. *scoparia*, *Halimium atripicifolium* subsp. *atripicifolium* y *Ulex baeticus*), las variables BVG y DVG respondieron en primer lugar a T_{1_2} , aunque en PB también se hallaron regresiones significativas con T_{A_2} y T_{10_2} . Pero no se encontraron regresiones significativas con las variables humedad o precipitación.

Plantas que mostraron un gran número de regresiones logísticas binarias significativas fueron *Arenaria montana* subsp. *intrincata* y *Bupleurum acutifolium* en PB, seguidas de *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* sobre gneises, y de *Halimium atripicifolium* subsp. *atripicifolium* y *Phlomis purpurea* de PB. En PA, ninguna de las plantas mostró tantas regresiones significativas como en PB a excepción de *Linum carratracense* y *Staehelina baetica*,

De las respuestas observadas por fenofases de crecimiento con la variable temperatura se deduce que el crecimiento tiene lugar hasta que se alcanzaba una determinada temperatura. Es decir, se detecta una cierta inhibición de esta fenofase, tanto en ramas de braquiblasto como de dol icoblasto, a partir de determinadas temperaturas umbrales. Estas temperaturas umbrales resultaron ser más bajas para el dol icoblasto que para el braquiblasto. Por ejemplo, en *Arenaria montana* subsp. *intrincata*, BVG mostró actividad hasta que $T_{1,1}$ superó los 34 °C, lo que se correspondía con $T_{A,0} = 28$ °C. El mismo efecto tuvo el incremento de temperatura en DVG, pero el crecimiento de éste se veía inhibido cuando $T_{10,2}$ superaba los 15 °C. Otros ejemplos en los que se observa la misma tendencia o patrón de crecimiento es en *Bupleurum acutifolium*, donde el BVG se inhibe a partir de $T_{10,0} = 22$ °C y $T_{A,0} = 26$ °C y DVG a partir de $T_{1,2} = 24$ °C y $T_{10,2} = 18$ °C. También se observó el mismo comportamiento en *Cistus salviifolius* (PB y PA), *Digitalis obscura* subsp. *laciniata*, *Euphorbia flavicoma* subsp. *flavioma* (PB y PA), *Galium boissieranum*, *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* sobre gneis, *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, *Genista triacanthos*, *Halimium atripicifolium* subsp. *atripicifolium* (PB y PA), *Linum carratracense* (PA), *Phlomis purpurea* (PB), *Staehelina baetica* (PA) y *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* (PB y PA).

A destacar es que el crecimiento tanto de *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* sobre gneises como de *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* (PB) se inhibe a temperaturas menores que para el resto de especies. Para *Genista* BVG se inhibe cuando $T_{A,2}$ sobrepasa los 18 °C, $T_{1,2}$ los 19 °C y $T_{10,1}$ los 16 °C. Y para *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* DVG se inhibe cuando $T_{10,2}$ supera los 9 °C.

En las únicas plantas en las que la temperatura tuvo el efecto contrario sobre DVG fue en *Bupleurum rigidum* (PB), donde el crecimiento de sus ramas se ve activado

cuando T_{1_0} supera los 28 °C, y en *Centaurea haenseleri*, donde BVG se ve activado a partir de $T_{10_1} = 6$ °C. Ambas son plantas hemicriptófitas.

Apenas se obtuvieron regresiones logísticas significativas con la variable precipitación (P), y en los casos en los que se obtuvo fue en *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* de PB, donde BVG crecía prácticamente desde valores de precipitación próximos a cero, o en *Galium boissieranum* (PB), donde la precipitación tuvo el mismo efecto. No se observaron estas correlaciones significativas en las mismas especies en PA.

Con respecto a la variable humedad del suelo (H), se obtuvieron algunas regresiones logísticas significativas, tanto para las variables de crecimiento, como para las reproductivas. Con respecto al crecimiento, por ejemplo en *Sanguisorba verrucosa* (PB) el BVG se produce a partir de H mayor del 4 %, en *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* (PB) BVG se observa cuando H es mayor del 10 %, en *Armeria colorata* y en *Centaurea haenseleri* (PA), BVG tiene lugar cuando H era mayor del 2 %, en *Genista triacanthos* (PA), DVG se producía cuando la H también era mayor del 2 %, en *Halimium atriplicifolium* (PB y PA), tanto el crecimiento del dolicoblasto como del braquiblasto se favorecía a determinados umbrales de humedad: a partir del 12 % en PB y a partir del 2 % en P.A. Con respecto a las fenofases reproductivas, el efecto observado ha sido contrario, ya que en *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* (PB), la SD se veía inhibida por humedades superiores al 20 %, en *Halimium atriplicifolium* subsp. *atriplicifolium* (PA) la humedad también producía el mismo efecto en dicha fenofase, o en *Cistus salviifolius* (PA).

Las pocas regresiones logísticas significativas obtenidas para la fenofase de formación de yemas florales (FBF), se dieron con la variable ambiental temperatura. Por ejemplo, para *Phlomis purpurea* (PB), FBF se veía inhibida cuando T_{10_2} era mayor de los 9 °C o en *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* cuando T_{1_1} o T_{10_0} rondaba los 10 °C para PB y cuando T_{A_1} rondaba los 3 °C en PA. En *Lavandula stoechas* y en *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* de PA, también se observó el mismo efecto, donde FBF se inhibía a partir de T_{1_0} de 25 °C.

La fenofase de dispersión (SD) fue bien explicada por la temperatura, pero en este caso, el efecto era positivo, es decir a mayor temperatura, se detecta una mayor

probabilidad de que se produzca dicha fenofase. Los umbrales de temperatura dependen de la especie. Por ejemplo, en *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* sobre gneis, la SD se producía a partir de $T_{1_1} = 30\text{ }^{\circ}\text{C}$, en *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa* (PB) a partir de $T_{1_2} = 20\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $T_{10_2} = 15\text{ }^{\circ}\text{C}$. En *Armeria colorata* (PA), la SD tenía lugar a partir de $T_{1_1} = 40\text{ }^{\circ}\text{C}$, en *Cistus populifolius* subsp. *major* (PA) cuando $T_{1_2} = 45\text{ }^{\circ}\text{C}$, en *Halimium atriplicifolium* subsp. *atriplicifolium* (PB) a partir de $T_{10_0} = 18\text{ }^{\circ}\text{C}$, en *Lavandula stoechas* (PB) a partir de $T_{10_1} = 21\text{ }^{\circ}\text{C}$, en *Linum narbonense* (PB) a partir de $T_{A_0} = 24\text{ }^{\circ}\text{C}$, en *Glandora prostrata* subsp. *lusitanica* (PB) a partir de $T_{1_1} = 9\text{ }^{\circ}\text{C}$, en *Phlomis purpurea* (PB) a partir de $T_{10_1} = 21\text{ }^{\circ}\text{C}$, en *Sanguisorba verrucosa* (PB) a partir de $T_{1_0} = 28\text{ }^{\circ}\text{C}$, en *Stachys baetica* a partir de $T_{1_1} = 20\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $T_{10_1} = 18\text{ }^{\circ}\text{C}$ en PB y a partir de $T_{1_0} = 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ en PA, para *Teucrium reverchonii* (PB) a partir de $T_{10_1} = 21\text{ }^{\circ}\text{C}$, para *Thymus baeticus* (PA) a partir de T_{1_0} de $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ y para *Ulex baeticus* subsp. *baeticus* (PB) a partir de $T_{1_0} = 24\text{ }^{\circ}\text{C}$.

4. Discusión

4.1. Variables ambientales climáticas e *in situ*

Los resultados procedentes del estudio de las variables climáticas y ambientales indican que las especies y comunidades serpentinícolas estudiadas se enfrentan a un clima Mediterráneo con estacionalidad, además de la existencia de diferencias climáticas debidas a la diferencia altitudinal de las parcelas de estudio. Las diferencias observadas entre los datos climáticos obtenidos a partir de estaciones meteorológicas, y los obtenidos mediante el muestreo *in situ* de variables ambientales como la temperatura a determinadas profundidades y la humedad, demuestran la importancia de estudiar dichas variables. Kummerow (1983) ya hablaba de la importancia de estudiar la humedad edáfica en lugar de la precipitación, puesto que la humedad del suelo es la fuente de agua para que las plantas produzcan su crecimiento. En nuestro estudio, se ha visto que, a pesar de que las precipitaciones en PA son mucho más elevadas en comparación con PB, la humedad edáfica es mucho menor, lo que podría deberse al menor desarrollo de los suelos en esta parcela de estudio. Este menor desarrollo junto con su elevada rocosidad, hace que las temperaturas tomadas a 1 cm. de profundidad, hayan sido mucho mayores en esta misma parcela (PA).

A pesar de que los gráficos de evolución de las variables climáticas y ambientales estudiadas muestran que podría haber ligeras diferencias entre los dos años de muestreo, los análisis estadísticos realizados (ANOVAS) confirmaron que los dos años han sido muy similares. El mismo resultado obtuvo Arroyo (1990) en su estudio de matorral Mediterráneo utilizando dos años de muestreo, que resultaron ser muy semejantes. Llevar a cabo el mismo estudio utilizando una serie temporal de un mayor número de años podría ayudar a detectar esas diferencias, ya que dos años son pocos para detectar diferencias interanuales (Arroyo, 1990). Pero esto supone aumentar en gran medida el esfuerzo de muestreo.

4.2. Las regresiones logísticas binarias como herramienta predictiva en la fenología y su relación con los factores ambientales

La obtención de regresiones logísticas binarias más significativas en PB frente a PA, aun tratándose a veces de la misma especie, indica que las plantas en PA son más independientes de las variables ambientales, quizás porque las condiciones ambientales allí son más hostiles (menor humedad, temperaturas ambientales más bajas durante el invierno, y durante el verano se pueden alcanzar temperaturas más elevadas) lo que hace que las variables ambientales no sigan patrones tan continuos y funcionen más “a saltos”.

En general, los estudios indican que la floración no requiere condiciones de humedad y temperaturas tan benignas como las requeridas por el crecimiento vegetativo (Mooney & Kummerow, 1981; Kummerow, 1983). Esto explica que las mejores correlaciones se hayan dado entre las fenofases vegetativas (DVG, BVG) con las variables ambientales H y T (T_1 , T_A , y T_{10}). Sin embargo, en ambientes mediterráneos la floración se concentra en la primavera, como ya han visto otros autores (Orshan, 1989; Rodríguez-Riaño et al., 1999; Pérez Latorre et al., 2007; Rodríguez-Gallego, 2013). En nuestro estudio, también se produce en primavera, aunque una primavera más tardía. La presencia de la floración en esta estación, podría responder a la mayor presencia de insectos polinizadores en esta época (Herrera, 1986; Aronne & Wilcock, 1997). Sin embargo, plantas de polinización anemófila como por ejemplo *Brachypodium retusum*

susbsp. *retusum*, no tienen esta dependencia con los polinizadores y por ello pueden florecer en el verano.

En las plantas anuales, algunos estudios (como por ejemplo Kummerow, 1983) han comprobado que la dependencia de la fenología con la humedad es exacta y que la temperatura controla específicamente el desarrollo de las fenofases. Aunque en nuestro estudio se ha visto más dependencia con las temperaturas que con la humedad, cuando se ha visto dependencia con la humedad, ésta ha sido en plantas camefíticas herbáceas (hemíxilas).

Las mejores dependencias se han dado con T_1 de forma mayoritaria, seguidamente con T_{10} y en ocasiones con T_A . Lo que indica que la fenología de las plantas es más dependiente de la temperatura que alcanza el suelo (a 1 cm. de profundidad), que se corresponde con la temperatura que han de soportar las raíces, que de la temperatura ambiental, que es la que soporta el tallo, las hojas y las flores. La relevancia adquirida por T_1 en este estudio muestra que podrían obtenerse resultados ecológicamente valiosos si se hicieran seguimientos de dicha temperatura a lo largo de todo el año.

En las plantas camefíticas de pequeño y gran tamaño las temperaturas han sido las que han condicionado el crecimiento de los braquiblastos y dolicoblastos en mayor medida que la humedad del suelo. En algunos estudios (como por ejemplo Sierra Rafolds & Hays, 1977), se ha visto que las diferencias en la lluvias anuales se reflejaban en variaciones en la producción de biomasa en el matorral y chaparral. Al no haberse utilizado la variable fenológica en el sentido de cantidad, sino de presencia o ausencia de fenofase, puede que ésta sea la causa de que no detectemos diferencias de este tipo. Puesto que la formación de yemas y, por tanto, la floración dependen del crecimiento de las ramas en la planta, la existencia de crecimiento estacional implicará la floración de las plantas y su éxito reproductivo (Kummerov, 1983). Por tanto, conocer qué momento es óptimo para que tengan lugar los eventos de crecimiento, implicará conocer y predecir el ciclo completo de la planta, tanto en especies de patrón fenológico sincrónico como asincrónico.

El hecho de que en casi todas las plantas estudiadas el crecimiento de ambos tipos de ramas se viese limitado por diversas temperaturas umbrales, que podrían establecerse a partir de los 20 °C aproximadamente, es un resultado muy importante.

Podría estar indicando que las plantas podrían ver mermado su crecimiento si las temperaturas siguen en aumento, tal y como advierten los estudios de cambio climático (IPCC, 2014). Estas temperaturas son diferentes en función del tipo de rama, resultando más sensible a las altas temperaturas las ramas tipo dolicoblastos, lo cual podría explicarse porque las ramas tipo braquiblastos poseen la habilidad de producir crecimiento en cualquier momento (Palacio, 2006). Sin embargo, en las únicas plantas estudiadas que eran hemicriptófitas, el efecto de la temperatura sobre el crecimiento fue el contrario, lo que indica que el funcionamiento de estas plantas es diferente con respecto a las demás y mediado por la inexistencia de biomasa aérea durante parte de su ciclo fenofásico anual.

El que no se obtuvieran regresiones logísticas significativas entre las variables fenológicas y la variable P, y que sí se dieran determinadas correlaciones significativas entre H y las variables fenológicas, resalta la importancia de conocer el estado hídrico-edáfico de los ecosistemas más que las precipitaciones, como ya indicó Kummerow (1983). Sin embargo, los umbrales de H a partir de los cuales se ha detectado crecimiento en las plantas han sido muy bajos: a partir de humedades registradas al 2 %, el crecimiento ha sido posible indicando esto que la humedad por sí sola no es un factor limitante para el crecimiento de las plantas de los ecosistemas estudiados. Por tanto, el verdadero factor que se ha obtenido como limitante del crecimiento han sido las altas temperaturas más que el grado de humedad.

La obtención de pocas regresiones logísticas binarias con el resto de variables fenológicas podría explicarse por la existencia de otros factores no estudiados que puedan estar influyendo como por ejemplo la propia variabilidad florística de fenofases, apuntada por Laguna (1995). Algunos autores como Stiles (1978), vieron que las variaciones climáticas afectaban mucho más a la intensidad de la floración que al momento de la floración, hecho más aplicable a las especies que florecen tras el crecimiento, aún más dependientes del agua (Kummerow, 1983). En nuestro estudio, la variable de floración no se ha utilizado en ese sentido, aunque sí que se ha determinado dicho patrón fenofásico. Otra posible explicación podría ser que muchas variables fenológicas, especialmente la floración, no expresan altas correlaciones con variables ambientales generalizables a todo el periodo anual, sino que dicha correlación habría de haberse restringido a las épocas más favorables para dichas fenofases (Laguna, 1995).

Arroyo (1990) con su estudio añadió algunos otros problemas, que también han podido incidir en nuestros resultados como son: (1) que las diferencias fenológicas pueden ser inferiores a la periodicidad del muestreo empleada y esto haga que no se detecten correlaciones, o (2) que no se hayan estudiado las temperaturas extremas (temperaturas máximas o temperaturas mínimas), las cuales podrían ser importantes a la hora de predecir cambios en la fenología. Finalmente, la fenología está muy relacionada con el fotoperíodo (Arroyo, 1990; Montserrat et al., 2004), por lo que se recomienda para el futuro incluir dicho factor en la modelización de la fenología.

No obstante, las plantas reaccionan de forma conjunta como comunidades vegetales o grupos funcionales a los cambios en los factores ambientales, ya que las respuestas obtenidas en las tendencias o patrones han sido generalizadas. Esto pone de relevancia la importancia de estudiar muy bien los procesos fenológicos y su relación con los factores ambientales. Mediante simulaciones se podría predecir comportamiento de las plantas ante situaciones de cambio climático o de otros cambios ambientales.

5. Agradecimientos

Agradezco a Antonio Flores la enorme ayuda aportada en materia de estadística.

6. Bibliografía

- Ahlgreen, C. E. 1957. Phenological observations of nineteen native tree species in northeastern Minnesota. *Ecology* 38 (4): 622-628.
- Aronne G. & Wilcock C. 1997. Reproductive phenology in Mediterranean macchia vegetation. *Lagascalia* 19: 445-454.
- Arroyo, J. 1990. Ritmos climáticos y de floración en matorrales del SW de España. *Lagascalia* 16 (1): 25-50.
- Bradford, K. J. & Hsiao, T. C. 1982. Physiological responses to moderate water stress. In: Lange, O. R., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. (Eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology. New Series: 12B. Physiological Plant Ecology II*. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. pp 264-324.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.

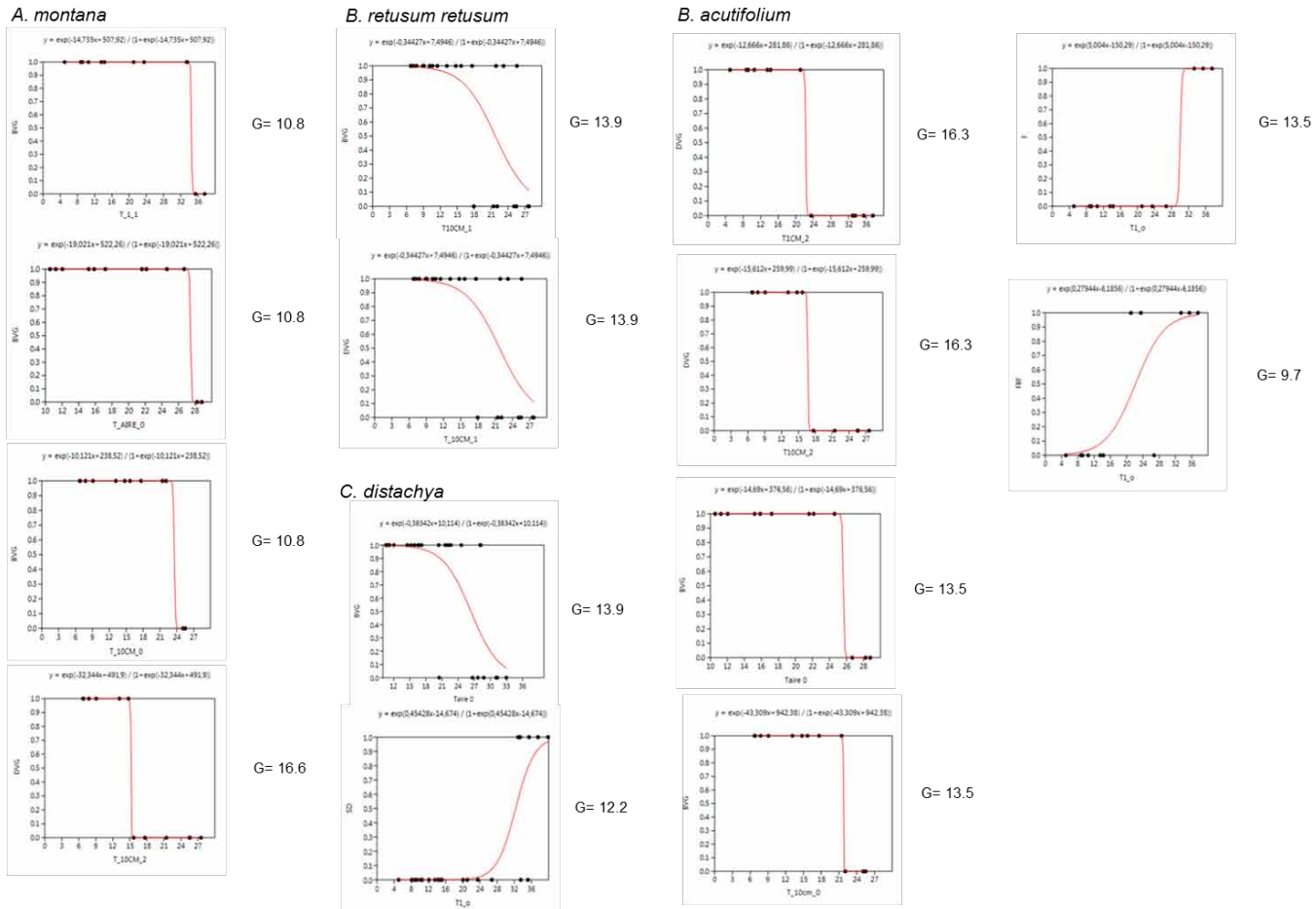
- Callow J. M., Kantrud, H. A. & Higgins, K. F. 1992. First flowering dates and flowering periods of prairie plants at Woodworth, North Dakota. *Prairie Naturalist* 24 (2): 57-64.
- Caprio, J. M & Snyder, R. D. 1991. Among-station analysis of thermal and solar-thermal phonological models for flowering of *Syringa vulgaris*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116 (4): 758-763.
- De Fay, E., Vacher, V. & Humbert, F. 2000. Water-related phenomena in winter buds and twigs of *Picea abies* (L.) (Karst.) until bud-burst: a biological, histological and NMR study. *Ann. Bot.* 86: 1097-1107.
- Escribano Sánchez, M., Vargas Giraldo, J. & Calvo Calvo, J. 1993. Comparative study of pastures in two areas: Effects of tree stands on phenology and ecology. *Avances en Alimentación y Mejora Animal* 33 (3): 89-92.
- Gary, F. S. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10 (3): 194-210.
- González, E. D. R., Ruíz, J. A. C., Lépiz, R. I., González, A., López, A. E., Ramírez, G.O., Zarazúa, P.V. & Durán, N. P. 2011. Expectativas de adaptación al cambio climático de tres variedades de frijol en Jalisco. *Rev. Mex. Cienc. Agric. Pub. Esp.* 2: 337- 350.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4, 1-9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Herrera, J. 1986. Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, south Spain. *Vegetatio* 68: 91-98.
- IPCC. Cambio climático 2014. Impactos, adaptación y vulnerabilidad-Resumen para responsables de políticas. Contribución del Grupo de trabajo II al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Field, C. B. et al. (Eds.). Organización Meteorológica Mundial. Ginebra. Suiza. 34 pp.
- Jackson, M. T. 1966. Effects of Microclimate on Spring Flowering Phenology. *Ecol.* 47 (3): 407-415.
- Kaul R. B., Steven, Rolfsmeier, B. & Jeffrey, J. 1991. The Distribution and Reproductive Phenology of the Milkweeds (Asclepiadaceae: *Asclepias* and *Cynanchum*) in Nebraska. *Trans. Nebr. Acad. Sci. Affil. Soc.* 18: 127-140.

- Kramer, K., Leinonen, I. & Loustau, D. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of the climate change on growth of boreal, temperate and mediterranean forests ecosystems: an overview. *Int. J. Biometeorol.* 44: 67-75.
- Kummerow, J. 1983. Comparative phenology of Mediterranean-type plant communities. Kruger, F. J. et al. (Eds.). In *Mediterranean-Type Ecosystems*. Springer-Verlag Berlin. Heidelberg. pp 300-317.
- Laguna, E. 1995. Fenología de la flora y comunidades vegetales de la serie del carrascal basófilo mesomediterráneo en la Umbría del Fresnal de Buñol (Sierra de la Malacara, Valencia). Tesis Doctoral. Servei de Publicacions. Universitat de Valencia. 1986 pp.
- Lines Escardo, A. 1970. The Climate of the Iberian Peninsula. In: *Climates of Northern and Western Europe*. Wallen, C., C. Elsevier. Amsterdam-Londres-Nueva York. pp 195-221.
- Montserrat-Martí, G., Palacio, S. & Milla, R. 2004. Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. In: Valladares, F. (ed.). *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A. Madrid. pp 129-162.
- Mooney, H. A., Parsons, D. J. & Kummerow, J. 1974. Plant development in Mediterranean climates. In: Lieth, H. (Ed.). *Phenology and seasonality modelling*. Springer-Verlag. Berlin. pp 255-267.
- Mooney, H. A. & Kummerow, J. 1981. Phenological development of plants in Mediterranean-climate regions. In: Di Castri, F., Goodall, D. W., Specht, R. L., (eds.). *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier. Amsterdam. pp 303-307.
- Navarro, T. & Cabezudo, B. 1998. Estrategias fenomorfológicas de especies de un matorral mediterráneo (Andalucía, España). *Acta Bot. Malacitana* 23: 133-148.
- Neff, J. L. & Simpson, B. B. 1990. The roles of phenology and reward structure in the pollination biology of wild sunflower (*Helianthus annuus* L., Asteraceae). *Israel J. Bot* 39 (1-2).
- Orshan, G. (Ed.). 1989. *Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Kluwer Acad. Pub. Dordrecht. 404 pp.
- Palacio, S. 2006. Fenomorfolología y estrategias funcionales de los principales tipos de caméfitos leñosos mediterráneos del prepirineo. Instituto Pirenaico de Ecología (C. S. I. C.).

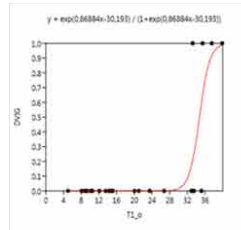
- Pérez Latorre, A. V., Gavira, O. & Cabezudo, B. 2007. Ecomorphology and phenomorphology of Mediterranean heathlands (SW Iberian Peninsula). *Phytocoenologia* 37: 239-268.
- Reader, R. J. 1984. Comparison of the annual flowering schedules for Scottish heathlands and Mediterranean-type shrublands. *Oikos* 43: 1-8.
- Rodríguez-Gallego, C. M. 2013. Caracteres funcionales de dunas costeras en el Sur de España. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga. 173 pp.
- Rodríguez-Riaño, T., Ortega-Olivencia, A. & Devesa, J. A. 1999. Reproductive biology in two *Genisteae* (Papilionoideae) endemic of the western Mediterranean region: *Cytisus striatus* and *Retama sphaerocarpa*. *Can. J. Bot.* 77: 809-820.
- Schemske, D. W., Willson, M. F., Melampy, M. N., Miller L. J., Verner, L., Schemske K. M., & Louis, B. 1978. Best flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology* 59: (2) 351-366.
- Sierra Rafols, E. & Hays, R. I. 1977. Herb productivity. In: Thrower, N. J. W. & Bradbury D. E. (Eds). *Chile-California Mediterranean scrub atlas*. Dowden. Hutchinson and Ross. Pennsylvania. 126 pp.
- SIGMAPLOT 11.0. Statistical software.
- Summerfield, R. J., Roberts, E. H. & Hadley, P. 1987. CRISAT (International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics). Adaptation of chickpea and pigeonpea to abiotic stresses. *Proceedings of the Consultants Workshop*. pp 19-21.
- Tebar, F. J. & Llorens, L. 1992. Variations dans la phénologie de trois espèces des communautés xérochaméphytiques de l'Ile de Majorque. *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques* 139 (2): 161-174.
- Van Schaik, C. P., Terborgh, J.W. & Wright, S. J. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- Wang, J., Ives, N. E. & Lechowicz, M. J. 1992. The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Funct. Ecol.* 6: 469-475.

Apéndice I. Gráficos de regresiones logísticas binarias de taxones estudiados en PB y PA.

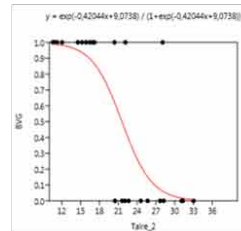
A) Gráficos de regresiones logísticas binarias de PB



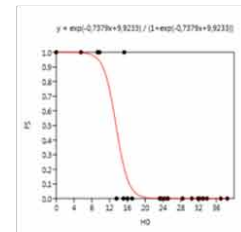
B. rigidum



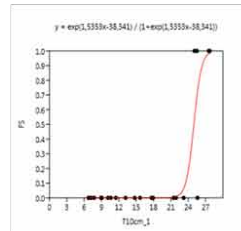
G= 14.1



G= 17

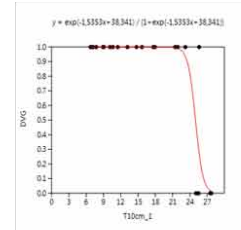


G= 10.3

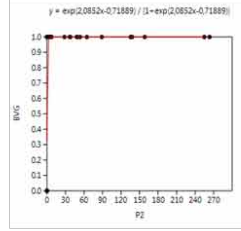


G= 16.4

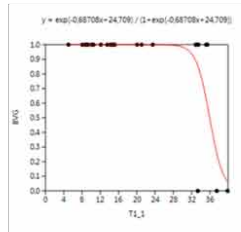
C. salviifolius



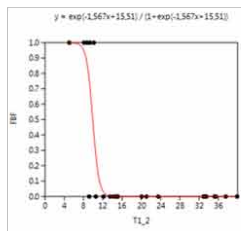
G= 16.5



G= 13.2

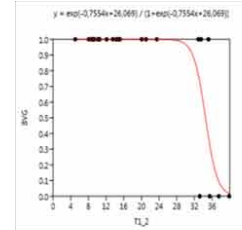


G= 10.4



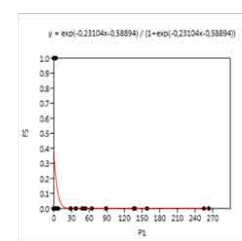
G=17.2

D. obscura laciniata



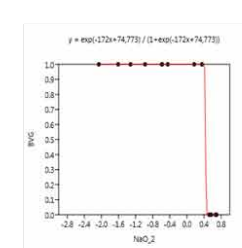
G= 14

E. scoparia scoparia



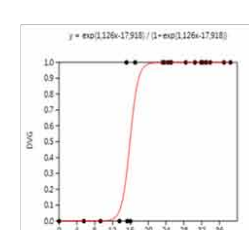
G= 5.7

E. flavicoma bermejense

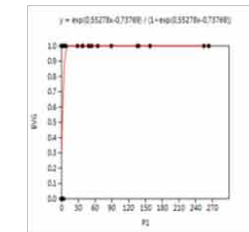


G= 16

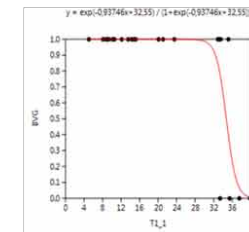
E. flavicoma flavicoma



G= 21

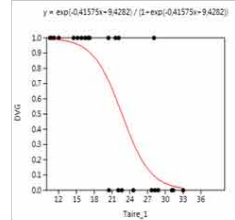


G= 12.7

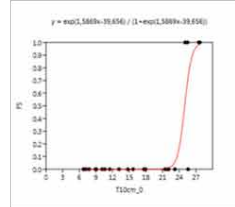


G= 14.1

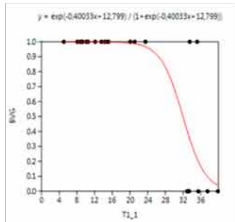
G. boissieranum



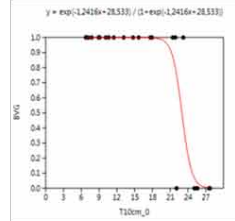
G= 17.2



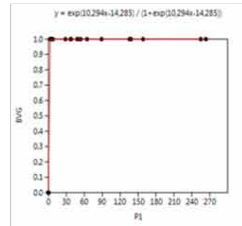
G= 16.8



G= 17.5

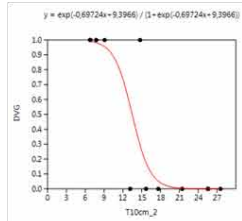


G= 21.4

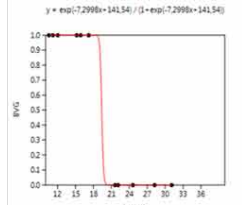


G= 27

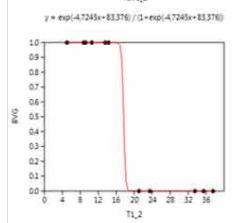
G. hirsuta lanuginosa (gneis)



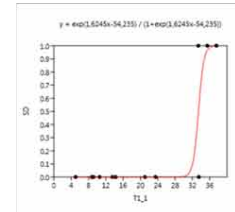
G= 11.6



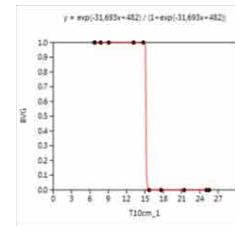
G= 15.2



G= 15.2

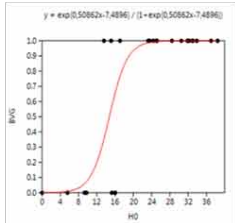


G= 10.5

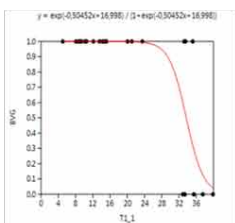


G= 15

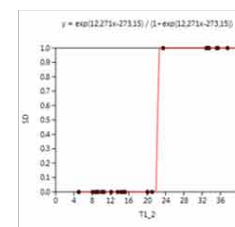
G. hirsuta lanuginosa



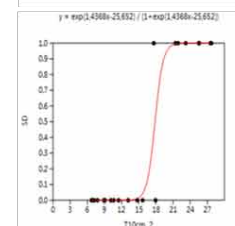
G= 19



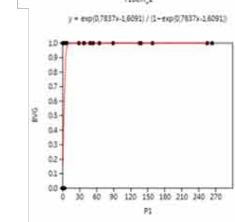
G= 15



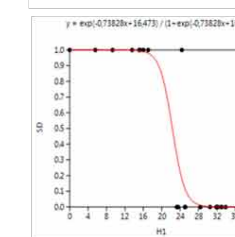
G= 29



G= 26

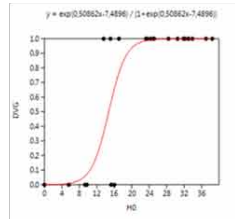


G= 17.4

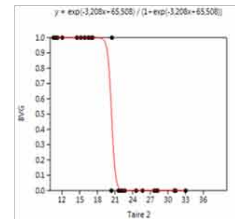


G= 25.3

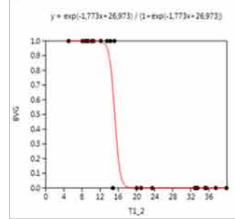
H. atriplicifolium atriplicifolium



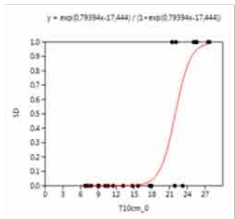
G= 19



G= 30

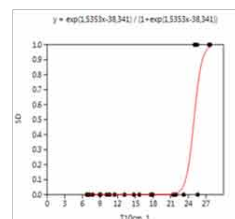


G= 26.5

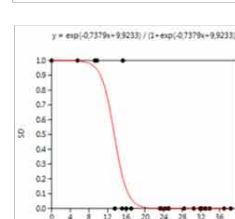


G= 21

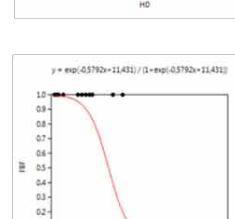
L. stoechas



G= 16.5

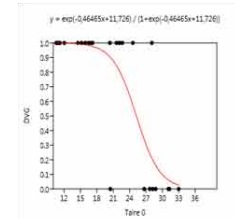


G= 18.8

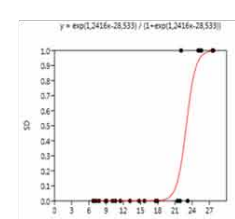


G= 20.9

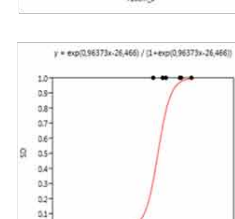
L. narbonense



G=17.5

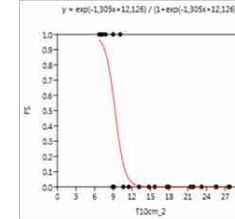


G= 21.4

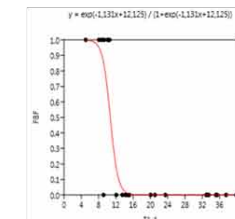


G= 19.5

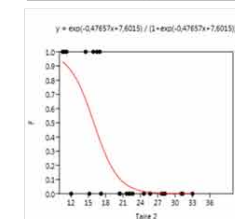
G. prostrata lusitanica



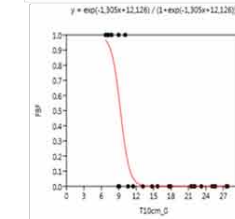
G= 17.4



G= 19.3



G= 15

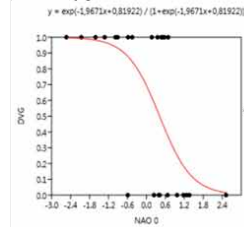


G= 18.6



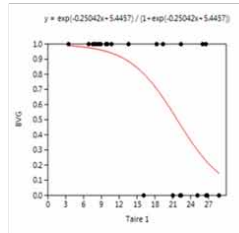
B) Gráficos de regresiones logísticas binarias de PA

A. serpyllifolium malacitanum

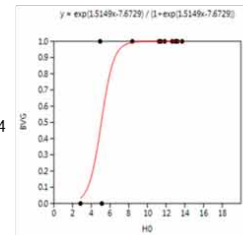


G= 11.2

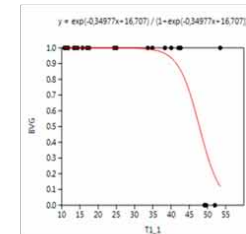
B. retusum retusum



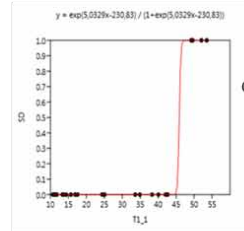
G= 11.4



G= 7.6

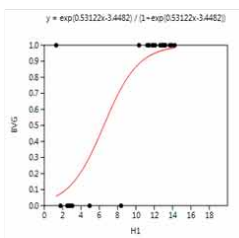


G= 13.2



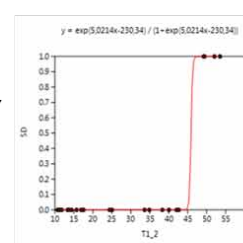
G= 24.1

C. distachya

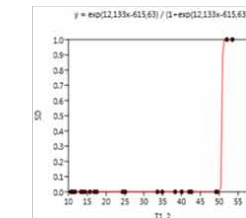


G= 16.7

C. populifolius

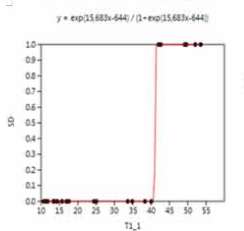
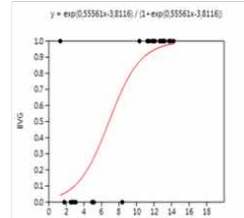


G= 20.9



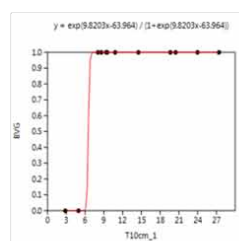
G= 13.4

A. colorata



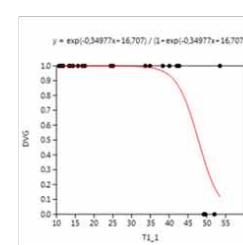
G= 28.3

C. haenseleri

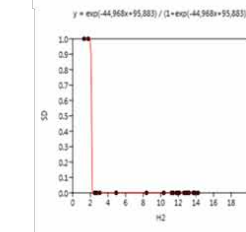


G= 10.8

C. salviifolius

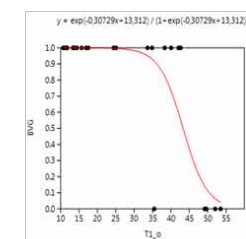


G= 13.2

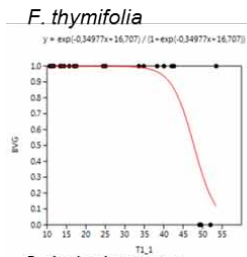


G= 13.4

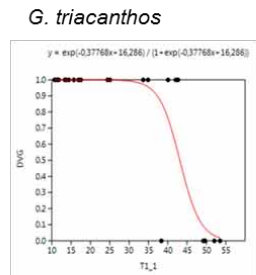
E. flavicoma flavicoma



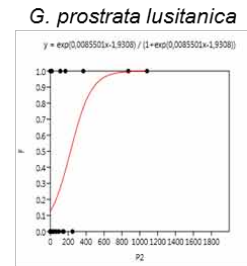
G= 17.4



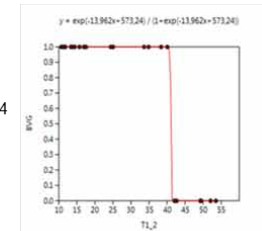
G= 13.1



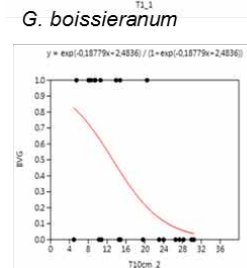
G= 18.9



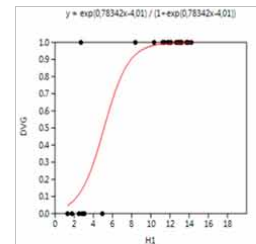
G= 8.14



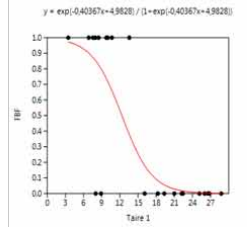
G= 25.8



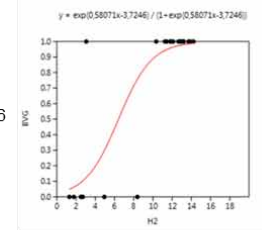
G= 7.8



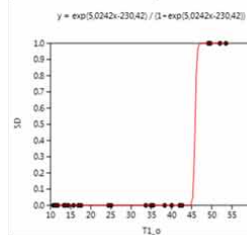
G= 19.7



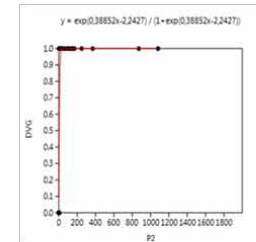
G= 18.6



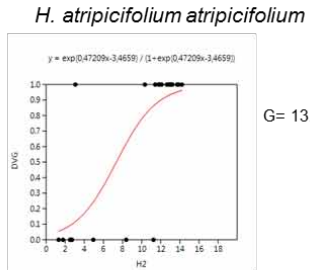
G= 16.4



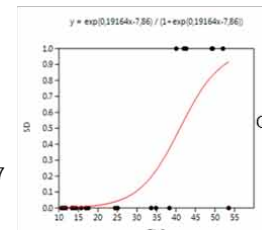
G= 25



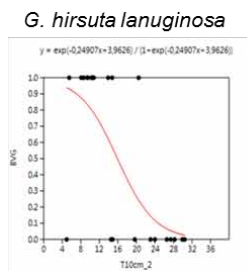
G= 22



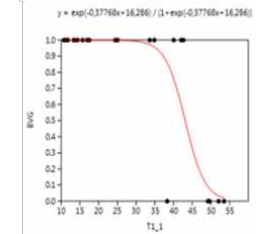
G= 13.7



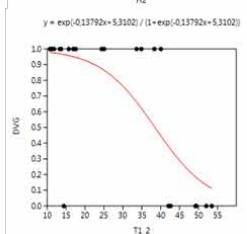
G= 13.8



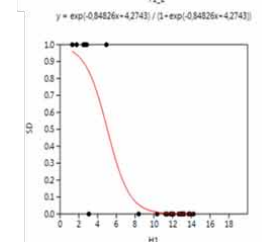
G= 12.1



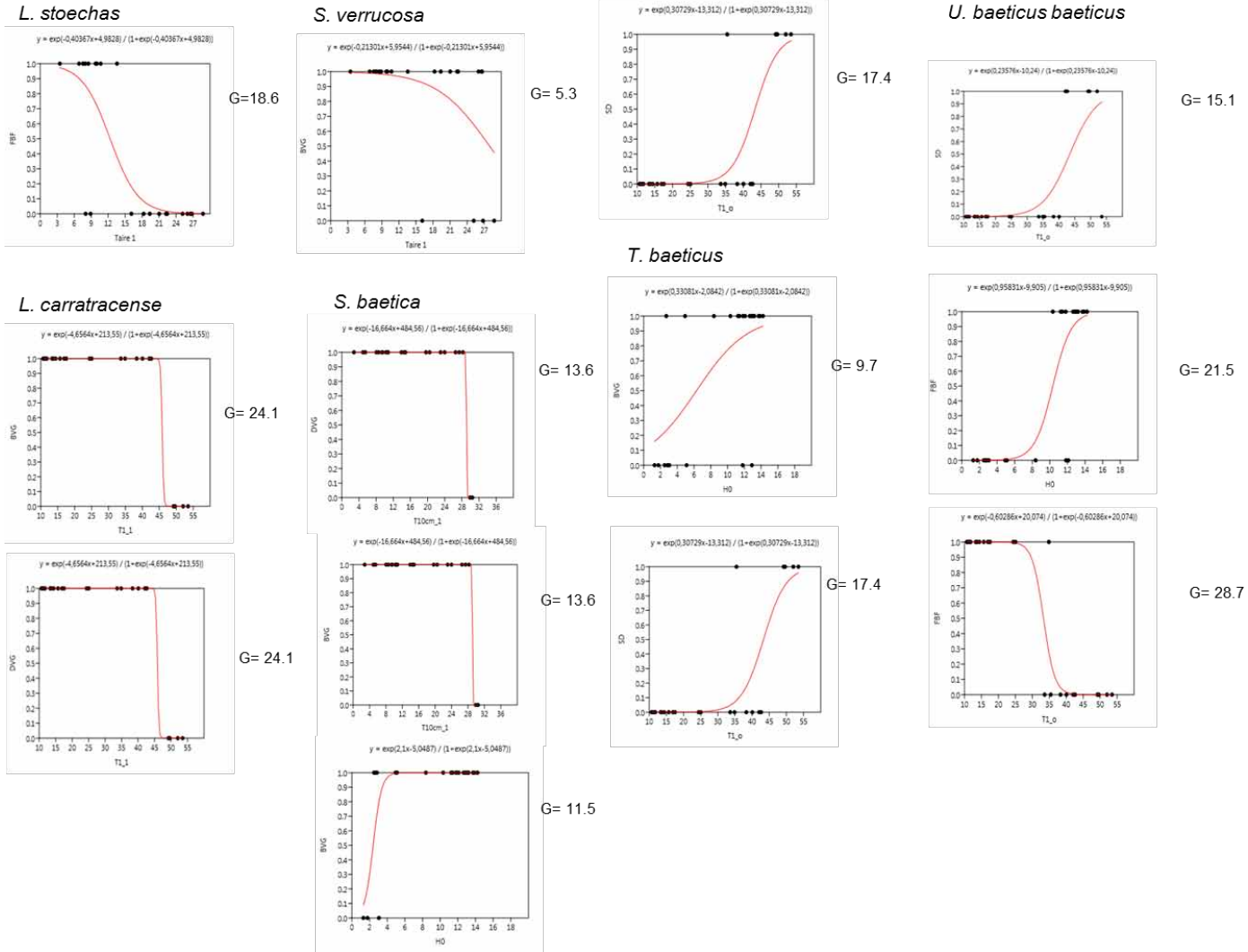
G= 18.9



G= 11.7



G= 20.2



Capítulo 6

Aplicación de nuevas técnicas para el estudio de la Fenología: Teledetección

**Capítulo presentado como comunicación en el IX Congreso Español
de Biogeografía, Junio 2016.**

Capítulo 6

Aplicación de nuevas técnicas para el estudio de la Fenología: Teledetección

1. Introducción

La observación remota de la superficie terrestre (masas de agua, suelo, vegetación o atmósfera), constituye el marco de estudio de la **teledetección** o “**remote sensing**”. Se trata de la adquisición de imágenes espectrales a través de dispositivos remotos y su posterior tratamiento para obtener la información que se busque (Chuvieco, 1995). Una vez adquirida la imagen, es posible la obtención de determinados índices para discriminar entre masas vegetales y analizar su funcionamiento. Un ejemplo es el “Normalized Difference Vegetation Index” (**NDVI**), que se basa en que la vegetación sana muestra un claro contraste entre las bandas visibles -especialmente la banda roja-, y las comprendidas en el infrarrojo cercano. Mientras en la región visible los pigmentos de la hoja absorben la mayor parte de la luz que reciben, en el infrarrojo cercano estas sustancias son bastante transparentes. Por ello, la vegetación sana ofrece baja reflectividad en la banda roja del espectro y alta en el infrarrojo cercano. Así, cubiertas sin vegetación ofrecerán contrastes muy pequeños y al revés (Chuvieco, 1995). Su fórmula es:

$$\text{NDVI} = (\text{infrarrojo cercano} - \text{rojo}) / (\text{infrarrojo cercano} + \text{rojo})$$

Está acotado entre +1 y -1: áreas con suelo desnudo, tierra o nieve presentan valores bajos de NDVI (0.1 o menor); vegetación no muy densa, como arbustos o pastos, pueden presentar valores moderados (entre 0.2 y 0.5); y lugares densos como bosques tropicales o cultivos en su pico de crecimiento registran altos valores (entre 0.6 y 0.9). NDVI es un preciso indicador de vegetación fotosintéticamente activa y puede ser usado para caracterizar la estructura, funcionalidad y dinámica de la vegetación (Slayback et al., 2003). Es por ello que puede proporcionar datos sobre **fenología de la vegetación**, ya que la fenología sigue repetidos ciclos estacionales en los órganos aéreos de las plantas (Orshan, 1989; Moulin et al., 1997). El NDVI puede reflejar el patrón progresivo

de crecimiento de la vegetación (Sellers et al., 1996). Así, en las últimas décadas esta técnica ha sido ampliamente utilizada para seguir la fenología de las masas vegetales con la técnica de teledetección, intentándose optimizar su uso en doseles específicos de vegetación a escala local (Gutman et al., 1994; Betancourt et al., 2005; Morissette et al., 2009; Polgar & Primack, 2011). Prueba de ello son la multitud de estudios existentes, que analizan series temporales de NDVI (por ejemplo Reed et al., 2008) con las que obtener datos estadísticos estables que proporcionen información acerca de la dinámica de la vegetación y permitan identificar diversos procesos ecofisiológicos (Azzali & Menenti, 2000).

Para poder usar este índice en fenología, se han de cumplir una serie de condiciones: (1) se necesita un buen ajuste con objeto de ver si existen datos perdidos o valores anómalos de NDVI; (2) se han de evitar los problemas relacionados con la resolución espacial y temporal (Zhang et al., 2006; White et al., 2014) que pueden obstaculizar el trabajo, especialmente en ambientes muy heterogéneos donde se dificulta la obtención de las medidas y éstas pueden resultar menos representativas para el período de tiempo o el espacio estudiado (Atzberger & Eilers, 2011); (3) se ha de tener en cuenta que las observaciones del satélite pueden verse afectadas por diversas fuentes de ruido, tales como, el efecto de la atmósfera, la inestabilidad de la respuesta del sensor y la órbita del satélite. Para el caso de estudio en cuestión, al tratarse de una zona donde las nieblas y nubes son bastante persistentes a lo largo del año (ver capítulo “Área de estudio”), a priori suponemos que puede resultar dificultoso trabajar con esta herramienta, ya que las gotitas de agua en suspensión producen dispersión de todas las longitudes de onda, tanto en el rango visible como en el infrarrojo (Lillesand & Kiefer, 1987). Todas estas razones, hacen que el estudio de un dosel específico de vegetación a escala local con la utilización de la teledetección no sea del todo preciso (Gutman et al., 1994).

A pesar de todos estos inconvenientes, existen muchos estudios que analizan series temporales de NDVI (por ejemplo Reed et al., 2008) con las que obtener datos estadísticos estables que proporcionen información acerca de la dinámica de la vegetación y lleve a identificar una gran cantidad de procesos ecofisiológicos (Azzali & Menenti, 2000). Además, la existencia de una gran cantidad de sensores, puede proporcionar una alternativa a las observaciones de campo de fenología, ya que éstos

cada vez cuentan con una mayor frecuencia en la obtención de imágenes, e incluso con una mayor resolución espacial, centrando el análisis incluso a nivel de organismo o comunidad (Richardson et al., 2007, 2009; Sonnentag et al., 2012).

Obtener datos fenológicos de campo en una comunidad vegetal *in situ* por un observador implica la obtención de datos centrados en fenofases discretas tales como: F, FBF, FS, SD, DVG y BVG (Orshan, 1989) a lo largo de todo un ciclo estacional, con el esfuerzo de muestreo de campo que ello conlleva. Dichos esfuerzos, podrían reducirse trabajando con series temporales de NDVI, obteniéndose curvas que resuman dichos estados fenológicos a lo largo de todo el ciclo. Del análisis de estas curvas se puede obtener información acerca del comienzo de una estación, su fin o incluso su pico máximo (Cabello et al., 2012). Por ejemplo, las cámaras, tales como “PhenoCam” pueden proporcionar datos intermedios entre las imágenes satelitales y las observaciones en campo (Petach et al., 2014). Gutman et al. (1994) describieron en una lista de medidas del NDVI y su significado fenológico algunos atributos de interés como la permanencia de biomasa verde sobre el suelo, la longevidad de las hojas y el tipo de hoja (Running et al., 1994, Nemani & Running, 1996, Loveland & Belward, 1997). El estudio de la fenología a distancia puede a veces no corresponderse con el muestreo convencional y observacional a pie de campo, pero puede proporcionar indicaciones valiosas y de relativa fácil adquisición acerca de la dinámica de los ecosistemas y en grandes superficies.

Hasta ahora, los estudios que usan la teledetección se basan en el seguimiento de la fenología mediante series temporales de NDVI, y se ha contrastado que éstas reflejan los patrones de crecimiento de la vegetación (por ejemplo Reed et al., 2008). Por ejemplo, hay estudios que han demostrado que los datos procedentes de sensores como MODIS, y los datos tomados a partir de medidas espectrales *in situ*, se correlacionan bastante bien a pesar de haber pequeñas diferencias debidas a la heterogeneidad del pixel tomado para el sensor (250 m. × 250 m. de resolución espacial), aspecto que se elimina cuando se toman los datos de NDVI *in situ*. Sin embargo, no se conocen estudios que comparen el estudio de la fenología a través de la teledetección mediante el empleo de imágenes espectrales, con las medidas tomadas por un observador *in situ*, a lo largo de todo un ciclo completo. Por ello, el **objetivo** de este capítulo es ver hasta qué punto los datos procedentes de imágenes de satélite podrían servir para estudios de fenología

a escala local (comarcal-regional), para el caso concreto de ecosistemas mediterráneos serpentínicos de matorral.

2. Materiales y Métodos

2.1. Área de estudio

Se utilizaron las dos parcelas de muestreo (parcelas de detalle PB y PA) ubicadas en el afloramiento ultramáfico de Sierra Bermeja (para más especificaciones ver capítulo “Área y táxones de estudio”).

2.2. Obtención de las imágenes de satélite

Las imágenes de satélite fueron obtenidas para las parcelas de estudio (PB y PA) y para el ciclo de muestreo completo (desde octubre de 2011 a septiembre de 2013). Teniendo en cuenta la resolución espectral, espacial y temporal de los sensores de libre acceso disponibles en la actualidad, se eligieron dos de ellos (MODIS y LANDSAT), que trabajan a diferente resolución espacial y temporal. Para estudios de fenología se necesitan imágenes mensuales de la vegetación, y por ello se necesitan varias imágenes espectrales de cada mes. A su vez, será mejor cuanto mayor sea la resolución espacial, puesto que estamos estudiando la fenología de una comunidad de matorral.

2.2.1. Del Sensor Terra MODIS

Las imágenes espectrales fueron obtenidas del sensor TERRA MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer), a través de la plataforma de información ambiental de Andalucía (REDIAM). Se trata de un sensor de resolución espacial de 250 m. × 250 m., que adquiere datos en 36 bandas espectrales y con una resolución temporal de un mes.

Las especificaciones técnicas del satélite MODIS son:

Orbit: 705 km, 10:30 a.m.	(Aqua), sun-synchronous,
descending node (Terra) or	near-polar, circular.
1:30 p.m. ascending node	

Scan Rate: 20.3 rpm, cross track.	Power: 162.5 W (single orbit average).
Swath Dimensions: 2330 km (cross track) by 10 km (along track at nadir).	Data Rate: 10.6 Mbps (peak daytime); 6.1 Mbps (orbital average).
Telescope: 17.78 cm diam. off-axis, afocal (collimated), with intermediate field stop.	Quantization: 12 bits.
Size: 1.0 × 1.6 × 1.0 m.	Spatial Resolution: 250 m (bands 1-2), 500 m (bands 3-7), 1000 m (bands 8-36)
Weight: 228.7 kg.	Design Life: 6 years.

A través de la REDIAM, fue posible descargar las imágenes espectrales mensuales ya procesadas, de forma que la consulta de las mismas proporciona directamente el índice NDVI medio calculado; por tanto, se consultó el valor medio mensual de NDVI de los píxeles correspondientes para las parcelas de estudio y para los meses de estudio (desde octubre de 2011 a septiembre de 2013). Para ello, se usó el software ArcMap de ArcGIS ver. 10.0.

Al tratarse de imágenes de satélite de resolución espacial de 250 m. × 250 m., se vio que la resolución espacial de este sensor no era suficiente para esta escala de trabajo (aunque sí su escala temporal), ya que para trabajos de fenología de este tipo se ha de trabajar una mayor resolución espacial.

2.1.2. Del Sensor LANDSAT

Las imágenes espectrales fueron obtenidas del sensor LANDSAT. Estos sensores trabajan a una resolución espacial mayor que el sensor MODIS (la resolución espacial de LANDSAT es de 30 m. × 30 m.), pero con la desventaja de que su resolución temporal es mucho menor. Es decir, mientras el satélite MODIS produce una imagen espectral por día, a lo largo de todo un mes, los satélites LANDSAT producen imágenes con una cadencia de 12 días aproximadamente. El resultado de utilizar LANDSAT es una imagen al mes, y como mucho dos en algunos casos. Esta cadencia plantea la dificultad de que, si el día que el sensor tomó la imagen, se trataba de un día con inestabilidad atmosférica, tendremos un dato perdido para el mes en cuestión.

Debido a que se necesitábamos imágenes espectrales correspondientes a los diferentes años de muestreo, las imágenes fueron obtenidas de los sensores LANDSAT 4 y 5 (imágenes de 2011), LANDSAT 7 (imágenes de 2012) y LANDSAT 8 (imágenes de 2013). Los satélites de la segunda generación LANDSAT 4 y 5 mantienen el sensor MSS e incorporan un nuevo sensor denominado TM (Thematic Mapper), diseñado para la cartografía temática, que proporciona datos de mayor resolución espacial, espectral y radiométrica. LANDSAT 7 es una versión mejorada de la segunda generación con la incorporación de una versión actualizada del TM denominado ETM (Enhanced Thematic Mapper). Y LANDSAT 8 avanza en el registro de imágenes multispectrales, manteniendo la misma calidad de los satélites predecesores, gracias a “Operational LandImager” (OLI) y el sensor térmico infrarrojo Thermal Infrared Sensor (TIRS). Todos estos cambios técnicos (que han tenido lugar durante nuestro período de muestreo), han resultado en un inconveniente para la adquisición de imágenes, ya que a veces no disponíamos de imágenes para el mes solicitado.

Una vez obtenidas las imágenes, éstas fueron corregidas mediante el método de sustracción del objeto oscuro (DOS) (Chavez, 1988), que asume que, si hay áreas en una imagen con valores muy bajos de reflectancia, cualquier reflectancia aparente debería ser producto de la dispersión atmosférica (“scattering”). Esta información puede ser usada para calibrar el resto de la imagen. Para ello, se utilizó el plugin libre “Semi-Automatic Classification” (SCP), con el software libre QGIS 2.10.1. Con cada imagen multispectral corregida de cada mes, calculamos el NDVI utilizando las bandas 3 y 4 para los sensores 4-5 y 7, y las bandas 4 y 5 para el sensor 8. Se utilizó para ello la herramienta calculadora de ráster de dicho software. Así, se obtuvo un valor de NDVI para cada mes (en el caso de que hubiera imagen multispectral) y para cada parcela de estudio.

2.3. Datos fenológicos *in situ*

Los datos fenológicos utilizados se corresponden con los obtenidos, a nivel de comunidad, de cada una de las parcelas. Para cada fenofase (DVG, BVG, FBF, F y FS) y cada mes, se toma el porcentaje de especies de la comunidad (en tanto por 1) que presentan la fenofase.

2.4. Análisis estadístico

Una vez obtenida la componente estacional del NDVI para los dos años de muestreo y para las dos parcelas, se realizaron regresiones entre las variables fenológicas (vegetativas y reproductivas) medidas *in situ* y el NDVI de cada una de las parcelas y de los diferentes años de estudio.

3. Resultados y discusión

3.1. Datos Del Sensor Terra MODIS

Los resultados de NDVI obtenidos a partir del sensor MODIS se desecharon debido a su baja resolución espacial: no era suficiente para nuestra escala de trabajo, donde las parcelas de estudio miden 0,04 Ha (400 m²).

3.2. Datos Del Sensor LANDSAT

3.2.1. Valores estacionales de NDVI

En los valores estacionales de NDVI (fig. 1) de ambas parcelas de estudio, se observan determinadas diferencias entre los diferentes años de muestreo y las parcelas de estudio, aunque las tendencias son muy similares. Algunas de estas diferencias podrían deberse a valores anómalos de NDVI, probablemente por la existencia de días con nubes.

Los valores máximos en PB (fig. 1 izquierda) para el primer período de estudio (2011-2012) se produjeron en febrero (0.49) aunque valores aproximados se dieron en mayo-junio (en torno a 0.47). En el segundo período de estudio (2012-2013), los máximos se producen sólo en junio (0.55). Los valores mínimos se producen en verano para el primer período de estudio (agosto, 0.3) y para el segundo año de muestreo los mínimos se producen en octubre (0.36).

Los valores máximos en PA (fig. 1 derecha) para el primer período de estudio (2011-2012) tuvieron lugar en diciembre (0.45) aunque se detectó otra subida en junio. En el segundo período de estudio (2012-2013), estos valores máximos se produjeron en

mayo-junio (0.47-0.48). Los valores mínimos se registraron en verano para el primer periodo de estudio (agosto, 0.3) y para el segundo año de muestreo los mínimos se produjeron en octubre (0.36). El valor de NDVI del mes de noviembre podría ser un valor anómalo.

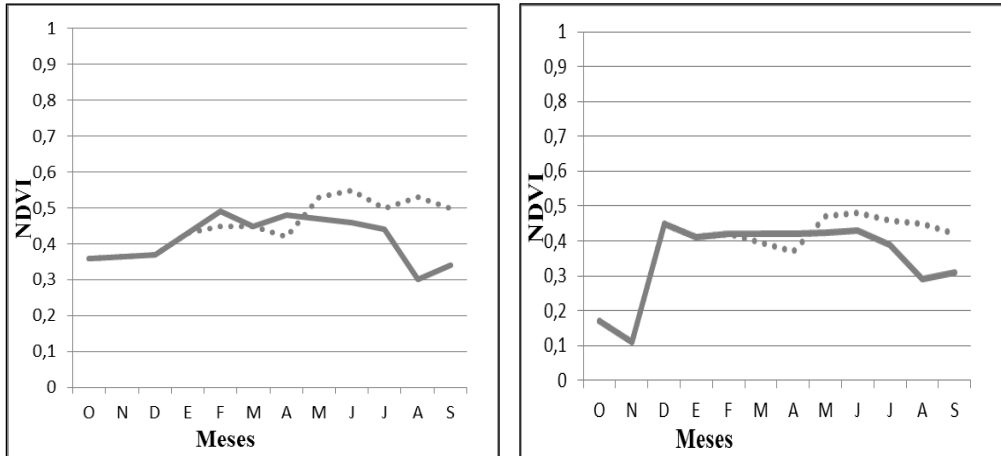


Figura 1. Valores estacionales de NDVI de PB (izquierda) y de PA (derecha). En línea continua se representa el primer periodo de muestreo y en discontinua el segundo periodo.

3.2.2. Valores estacionales de NDVI y de las variables fenológicas

La fig. 2 muestra la tendencia estacional de las fenofases vegetativas junto a la tendencia del NDVI. Se observan ciertas similitudes entre las tendencias de crecimiento de la vegetación y la tendencia del NDVI.

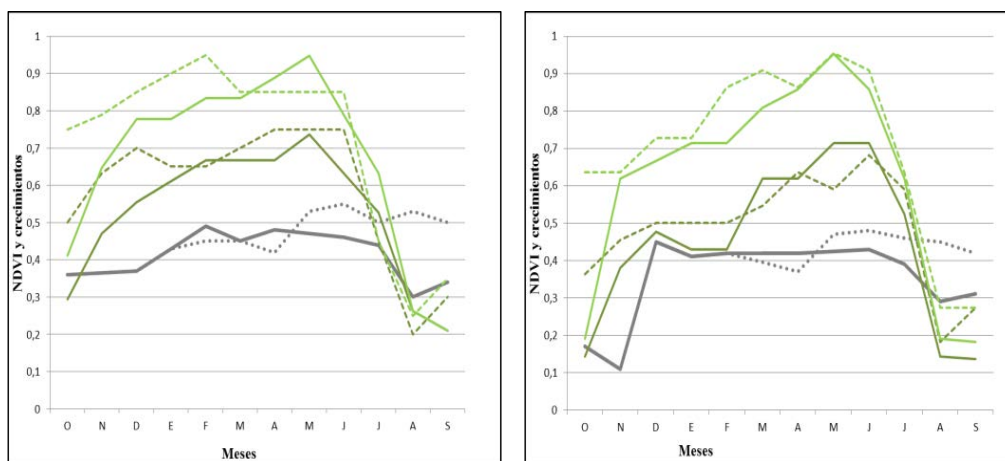


Figura 2. Valores estacionales de NDVI y de crecimiento vegetativo (DVG y BGV) para PB (izquierda) y para PA (derecha). NDVI se representa con línea de color gris, con línea de color verde oscuro DVG y con color verde claro BGV. Con línea continua se muestran los valores del periodo de estudio 2011-2012 y con línea discontinua los del 2012-2013.

La tendencia estacional de las fenofases reproductivas (FBF, F y FS) junto con la de NDVI se representa en la fig. 3. Las similitudes entre la tendencia del NDVI y el ciclo de las fenofases reproductivas son casi nulas.

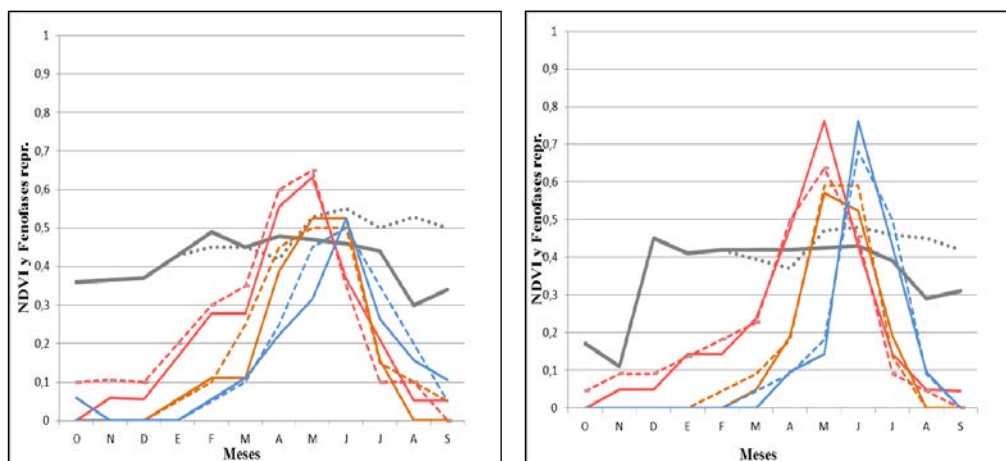


Figura 3. Valores estacionales de NDVI y de las fenofases reproductivas (FBF, F, y FS) para PB (izquierda) y para PA (derecha). NDVI se representa con línea de color gris, con

línea de color rojo FBF, de color naranja F y de color azul FS. Las líneas continuas se refieren al período de muestreo 2011-2012 y la discontinua para el período 2012-2013.

3.2.3. Regresiones lineales entre las variables fenológicas y el NDVI

Las regresiones lineales (fig. 4) entre las variables fenológicas vegetativas (relacionadas con el crecimiento de la comunidad) y el valor de NDVI, para el período 2011-2012 de PB, indicaron que existía una relación de dependencia entre el NDVI y las variables DVG ($R^2 = 0.8$; $P < 0.001$) y BVG ($R^2 = 0.76$; $P < 0.001$). Los coeficientes de esa misma regresión para PA fueron más bajos para DVG ($R^2 = 0.67$; $P = 0.44$) (fig. 4). DVG es la elongación de ramas largas y BVG de ramas cortas, por lo que ambas fenofases se corresponden con crecimiento vegetativo lo que implica la existencia de un mayor contenido de biomasa vegetal. Por otro lado, se observa que los coeficientes de regresión obtenidos para las mismas variables en el segundo año de muestreo (2012-2013) también son muy bajos, lo que podría ser debido principalmente a valores anómalos de NDVI, que podrían corresponderse con días de nubes o incluso de pequeñas nevadas.

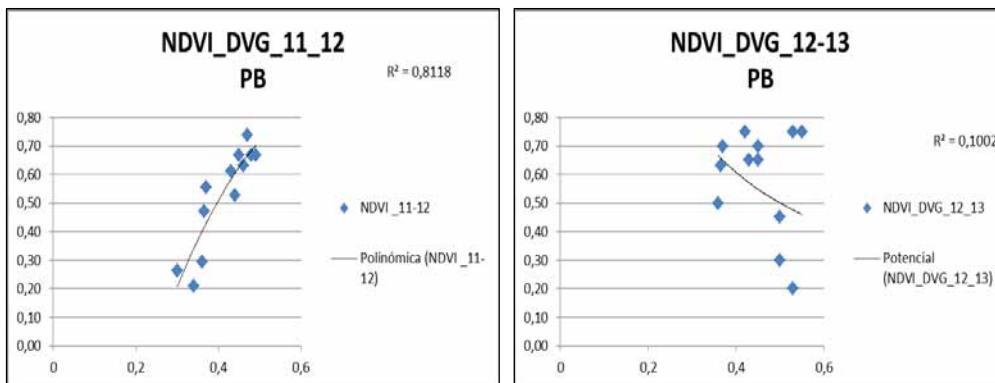


Figura 4 (primera parte). Regresiones entre los valores de NDVI y las fenofases vegetativas para los dos años de muestreo de PB y PA.

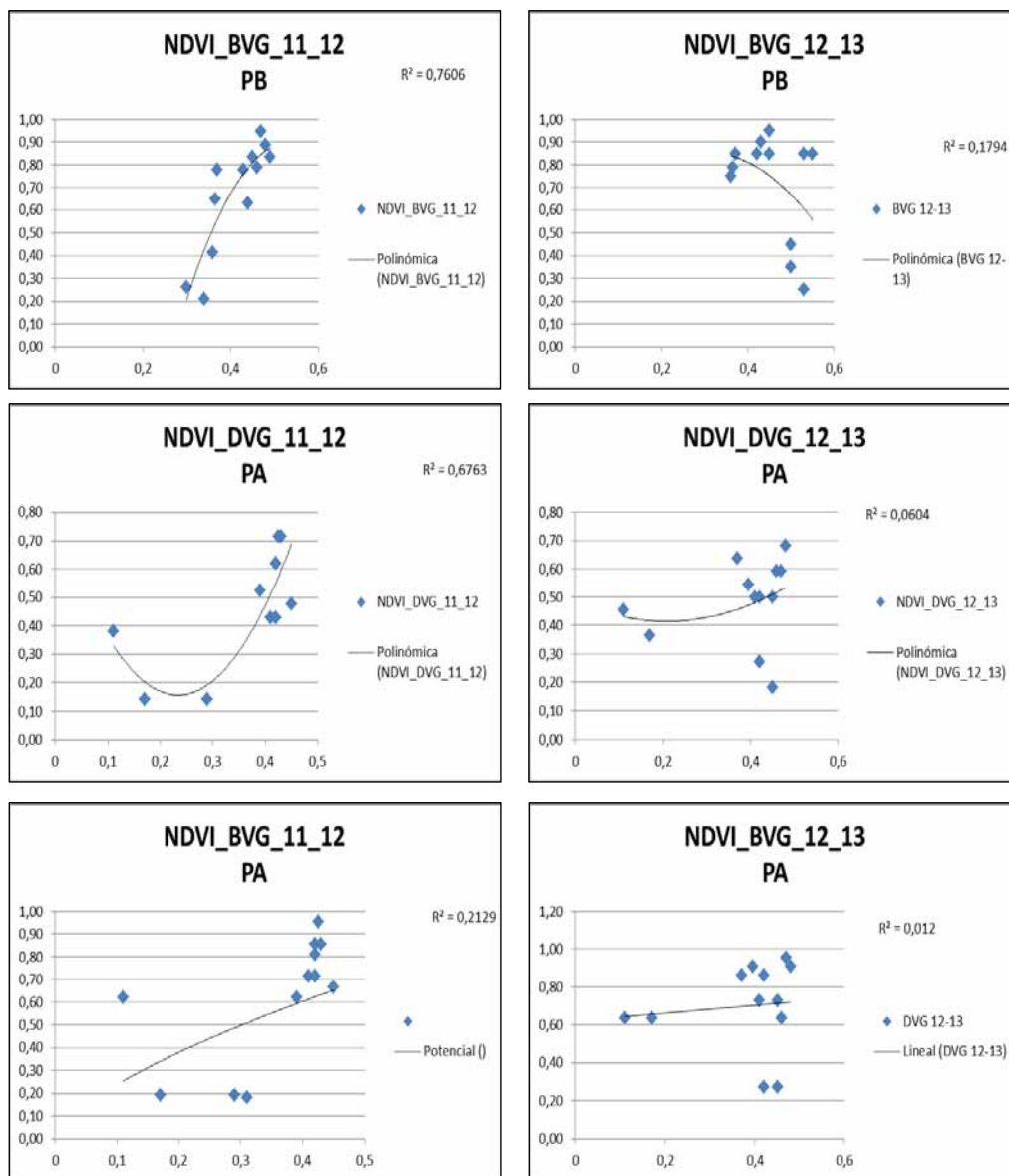


Figura 4 (segunda parte). Regresiones entre los valores de NDVI y las fenofases vegetativas para los dos años de muestreo de PB y PA.

Las regresiones lineales entre las variables fenológicas reproductivas (relacionadas con la floración principalmente) y el valor de NDVI indicaron que el grado de dependencia entre el NDVI y las fenofases reproductivas no es bueno (figs. 5 y 6) a diferencia de lo que ocurrió con las fenofases vegetativas. Las regresiones lineales más significativas se dieron entre FBF y NDVI ($R^2 = 0.73$; $P = 0.001$) para el primer año de muestreo de PB (fig. 5). Esta dependencia podría ser explicada porque la formación de yemas suele venir acompañada de un crecimiento de las ramas en la planta, que podría ser detectado por el sensor. Los bajos coeficientes obtenidos en el segundo año de muestreo, tanto para PB como para PA (figs. 5 y 6), coinciden con lo que ocurría con las fenofases vegetativas y los valores de NDVI. Por tanto, esto refuerza la idea de que estamos ante valores anómalos de NDVI.

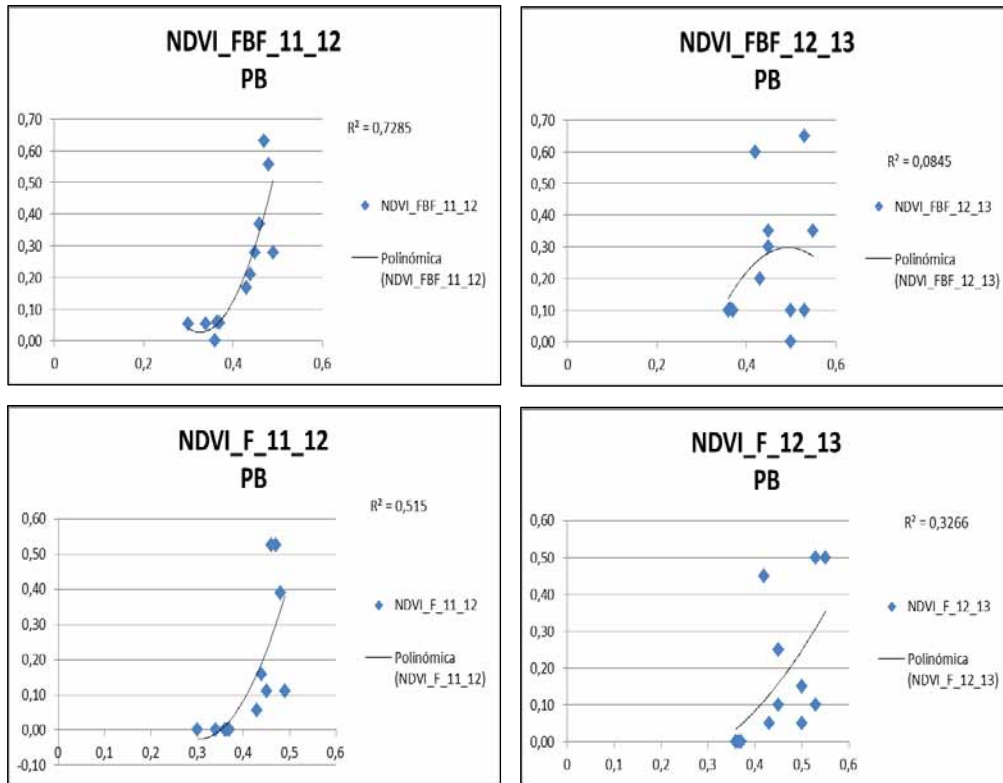


Figura 5 (primera parte). Regresiones entre los valores de NDVI y las fenofases reproductivas de PB.

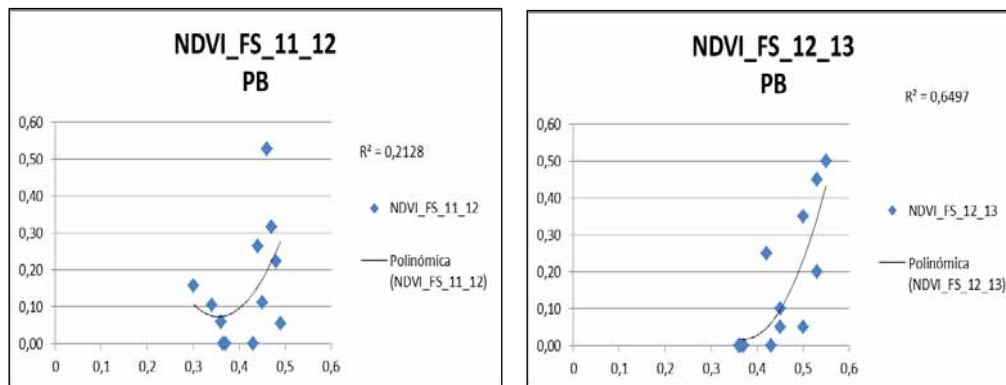


Figura 5 (segunda parte). Regresiones entre los valores de NDVI y las fenofases reproductivas de PB.

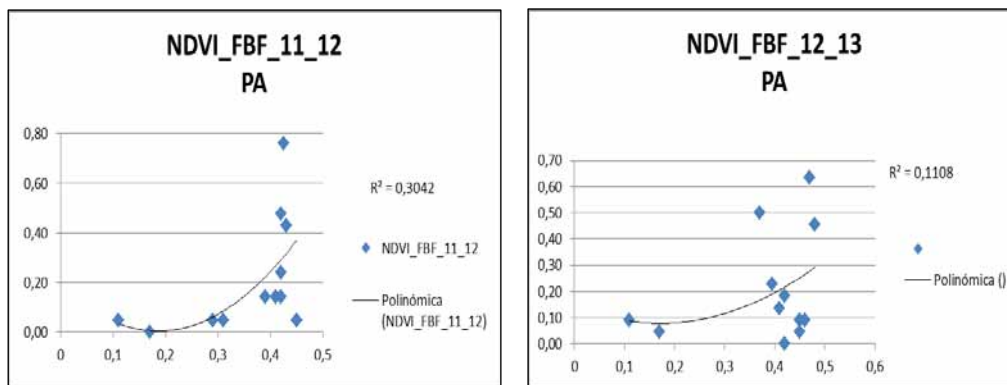


Figura 6 (primera parte). Regresiones entre los valores de NDVI y las fenofases reproductivas de PA.

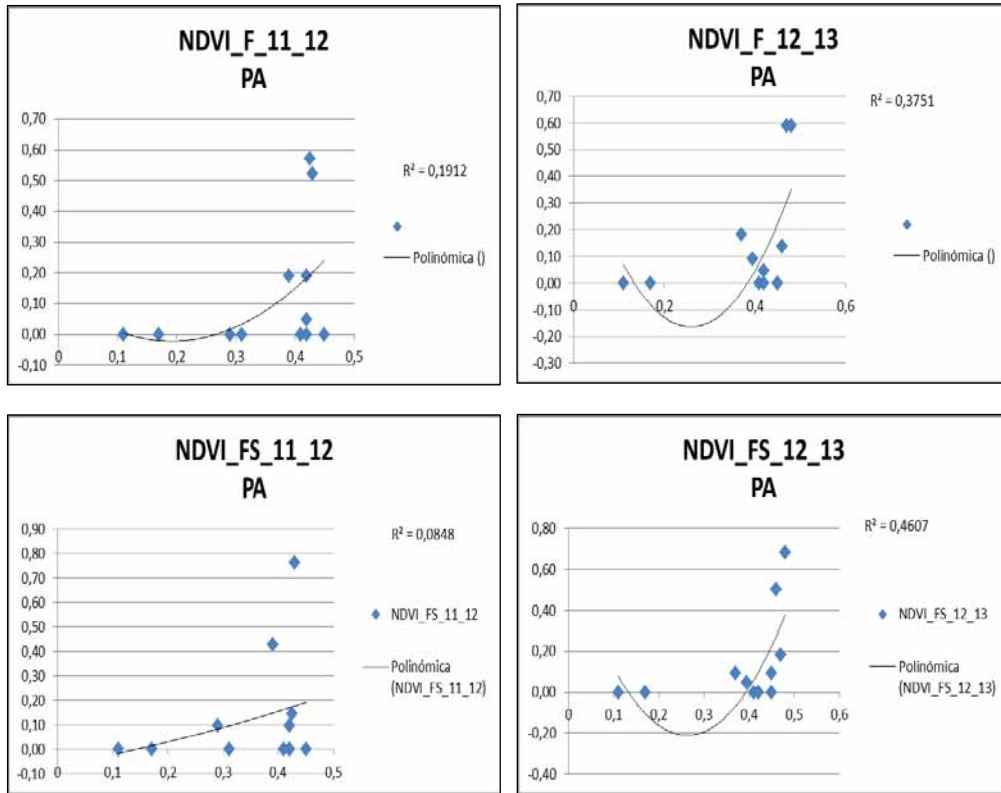


Figura 6 (segunda parte). Regresiones entre los valores de NDVI y las fenofases reproductivas de PA.

La obtención de relaciones de dependencia mejores en PB que en PA podría explicarse por varios motivos: (1) la rocosidad, y por tanto, poca cobertura vegetal en PA; (2) la nubosidad más elevada en PA (debido a su mayor altitud); y (3) el desarrollo más discontinuo e irregular de las fenofases a lo largo del año en esta parcela debido al efecto de la altitud. Todos estos elementos pueden estar generando ruido a la hora de la obtención de valores de NDVI y, por tanto, dificultar el establecimiento de relaciones de dependencia entre las variables de estudio.

4. Conclusiones

Los resultados obtenidos, mediante el empleo de los sensores LANDSAT, indican que la información fenológica conseguida es mucho menos precisa que la adquirida mediante el trabajo de campo *in situ*, debido a la menor resolución tanto espacial como temporal del sensor frente al trabajo de campo. No obstante, se podría afinar el método de obtención de imágenes con otros sensores de mejor resolución espacial y temporal, como por ejemplo el satélite español “Deimos” (con resolución de hasta 75 cm.). También convendría utilizar otros índices, como por ejemplo, EVI, que obtiene la respuesta de las variaciones estructurales del dosel vegetal incluyendo el índice de área foliar “LAI” (Leaf Area Index), el tipo y la arquitectura del dosel, y la fisonomía de la planta. Un elemento que ha podido incidir sobre nuestros resultados es la elevada rocosidad del terreno y, por tanto, su poca cobertura vegetal; junto con la elevada probabilidad de días con nubes en el macizo montañoso estudiado por su proximidad al mar y por la entrada frecuente de frentes lluviosos.

Las relaciones obtenidas entre las fenofases de crecimiento (especialmente con el crecimiento de los dolicoblastos, DVG) y la fenofase de formación de yemas (FBF) con la variable de NDVI, ponen de manifiesto la fiabilidad de la utilización de este índice para predecir el funcionamiento de los ecosistemas serpentínicos mediterráneos, por la importancia que tienen la fenofase de crecimiento y formación de yemas florales. Para estas plantas, el desarrollo óptimo y en el momento adecuado de la fenofase de crecimiento es primordial para la supervivencia de las plantas (Montserrat et al., 2004) y el desarrollo de la formación de yemas en la planta es la fenofase que desencadena todo el proceso reproductivo de la planta y, por consiguiente, su supervivencia como especie. Por tanto, si se sigue perfeccionando esta técnica de observación remota, se podrían obtener buenas aproximaciones sobre la dinámica fenológica de las comunidades vegetales.

5. Agradecimientos

Al profesor Luis Alberto Llongares por sus comentarios y su ayuda en la interpretación de los datos y a Ignacio Melero Jiménez por su ayuda técnica en cuanto a la corrección de las imágenes.

6. Bibliografía

- ArcMap de ArcGIS. ver. 10.0. Software de Sistema de información Geográfica.
- Azzali S. & Menenti, M. 2000. Mapping vegetation-soil-climate complexes in southern Africa using temporal Fourier analysis of NOAA-AVHRR NDVI data. *Int. J. Remote. Sens.* 21 (5): 973-996.
- Atzberger C. & Eilers, P. H. C. 2011. Evaluating the effectiveness of smoothing algorithms in the absence of ground reference measurements. *Int. J. Remote. Sens.* 32 (13): 3689-3709.
- Betancourt, J. L., Schwartz, M. D., Breshears, D. D., Cayan, D. R., Dettinger, M. D., Inouye, D.W., Post, E. & Reed, B. C. 2005. Implementing a U.S. National Phenology Network. *Eos Trans. Am. Geophys. Union* 86, 539.
- Chavez, J. 1988. An improved dark-object subtraction technique for atmospheric scattering correction of multispectral data. *Remote Sens. Environ.* 24:459-479.
- Chuvieco, E. 1995. Fundamentos de Teledetección espacial. Segunda Edición. Ediciones Rialp, S. A. Madrid. 224 pp.
- Gutman, G. G., Ignatov, A. M. & Olson, S. 1994. Towards better quality of AVHRR composite images over land: reduction of cloud contamination. *Remote Sens. Environ.* 50: 134-148.
- Lillesand, T.M., & Kiefer, R.W. 1987. Remote sensing and image Interpretation, Sec. Ed., Wiley, J. & Sons. Inc.: Toronto.
- Loveland, T. R. & Belward, A. S. 1997. The ICBP-DIS global 1 km land cover data set, DISCover: first results. *Int. J. Remote. Sens.* 18: 3286-3295.
- Morisette, J. T., Richardson, A. D., Knapp, A. K., Fisher, J. I., Graham, E. A., Abatzoglou, J., Wilson, B. E., Breshears, D. D., Henebry, G. M., Hanes, J. M. & Liang, L. 2009. Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century. *Front. Ecol. Environ.* 7: 253-260.
- Montserrat Martí, G., Palacio Blasco, S. & Milla Gutiérrez, R. 2004. Capítulo 5: Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. *Egraf. Madrid.* pp 131-279.
- Moulin, S., Kergoat L., Voivy, N. & Dedieu, G. 1997. Global-scale assessment of vegetation phenology using NOAA/AVHRR satellite measurements. *J. Clim.* 10: 1154-1170.

- Nemani, R., & Running, S. W. 1996. Implementation of a hierarchical global vegetation classification in ecosystem function models. *J. Veg. Sci.* 7: 337-346.
- Orshan G. (Ed.). 1989. Plant phenomorphological studies in Mediterranean-type ecosystems. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 404 pp.
- Petach, A. R., Toomey, M., Aubrecht, D. M., Richardson, A. D. 2014. Monitoring vegetation phenology using an infrared-enabled security camera. *Agric. For. Meteorol.* 195-196: 143-151.
- Polgar, C. A. & Primack, R. B. 2011. Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems. *New Phytol.* 191: 926-941.
- QGIS 2.10.1. Software de Sistema de Información Geográfica libre.
<http://www.qgis.org/es/site/>
- Reed, B. C, Brown, J. F., Vander, Zee D., Loveland, T. R., Merchant, J. W., Ohlen D. O. 2008. Measuring phenological variability from satellite data. *J. Veg. Sci.* 5: 703-714.
- REDIAM. Cartografía Ambiental, Seguimiento del estado de la vegetación, Serie de imágenes de satélite TERRA MODIS (250 m)
http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/mapwms/REDIAM_terra_modis_ndvi_mensual_2013
- Richardson, A. D., Jenkins, J. P., Braswell, B. H., Hollinger, D. Y., Ollinger, S. V. & Smith, M. L. 2007. Use of digital webcam images to track spring green-up in a deciduous broad leaf forest. *Oecologia* 152: 323-334.
- Richardson, A. D., Braswell, B. H., Hollinger, D. Y., Jenkins, J. P. & Ollinger, S. V. 2009. Near surface remote sensing of spatial and temporal variation in canopy phenology. *Ecol. Appl.* 19, 1417-1428.
- Running, S. W., Loveland, T. R., & Pierce, L. L. 1994. A vegetation classification logic based on remote sensing for use in global biogeochemical models. *Ambio* 23: 77-81.
- Sellers, P. J., Los S. O., Tucker, C. J., Justice, C. O., Dazlich, D. A., Collatz, G. J. & Randall, D. A. 1996. A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part 2: The generation of global fields of terrestrial biophysical parameters from satellite data. *J. Clim.* 9: 706-73.
- Slayback D. A., Pinzon J. E., Los S. O. & Tucker, C. J. 2003. Northern hemisphere photosynthetic trends 1982-99. *Glob. Change. Biol.* 9: 1-15.

- Sonnentag, O., Hufkens, K., Teshera-Sterne, C., Young, A. M., Friedl, M., Braswell, B. H., Milliman, T., O'Keefe, J., Richardson, A. D. 2012. Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agric. For. Meteorol.* 152:159-177.
- White, K., Pontius, J. & Schaberg, P. 2014. Remote sensing of spring phenology in northeastern forests: A comparison of methods, field metrics and sources of uncertainty. *Remote Sens. Environ.* 148: 97-107.
- Zhang, X., Friedl, M. A. & Schaaf, C. B. 2006. Global vegetation phenology from Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS): Evaluation of global patterns and comparison with in situ measurements. *J. Geophys. Res.* 111: 1-14.



Capítulo 7

Aplicación de estudios de tipos funcionales a la taxonomía

Capítulo 7

Aplicación de estudios de tipos funcionales a la taxonomía

1. *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* (Euphorbiaceae): a new obligate serpentinophyte from the southern Iberian Peninsula

Artículo aceptado para su publicación en Phytotaxa (Abril 2016).

***Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* (Euphorbiaceae): a new obligate serpentrophyte from the southern Iberian Peninsula**

NOELIA HIDALGO-TRIANA^{1,2}, ANDRÉS VICENTE PÉREZ-LATORRE¹ & BALTASAR CABEZUDO¹

¹*Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga. Campus de Teatinos s/n 29010. Málaga, Spain*

²*Author for correspondence, email: nhidalgo@uma.es*

Abstract

A new subspecies of the genus *Euphorbia* is described and illustrated. The new taxon occurs on rocky peridotite soils as an endemism forming part of the serpentine open scrublands in the province of Malaga (southern Iberian Peninsula, Spain). The only population belonging to this new taxon was formerly identified as *E. flavicoma* subsp. *giselae*, which also lives in the south of France. The new subspecies can now be separated from the French population and from *E. flavicoma* subsp. *flavicoma* by several characters: biological type, pubescence, margin and lamina shape and ecology.

Key words: Euphorbiaceae, peridotite, conservation, Spain, France.

Introduction

The genus *Euphorbia* Linnaeus (1753: 450) (Euphorbiaceae) includes at least 2100 species distributed through temperate and tropical areas of all continents (Riina & Berry 2016). Nuclear and chloroplast DNA sequence data from several

species in the clade strongly support the monophyly of *Euphorbia* s.l. (e.g., Horn *et al.* 2012, Riina *et al.* 2013, Dorsey *et al.* 2013), with all former segregate genera included (Steinmann & Porter 2002). However, the data show a marked incongruence with most of the traditionally recognized subgeneric groupings within *Euphorbia*, clearly indicating that previous morphologically based delimitations of subgenera or sections within the genus should not be taken at face value. Four major clades were identified in the first phylogenetic investigation of *Euphorbia* by Steinmann & Porter (2002). These clades were later formalized by Bruyns *et al.* (2006) as four subgenera: *E.* subg. *Rhizanthium* (Boissier 1862: 3) Wheeler (1943: 488), *E.* subg. *Esula* Persoon (1806: 14), *E.* subg. *Euphorbia*, and *E.* subg. *Chamaesyce* Rafinesque (1817: 119).

In Europe, *Euphorbia* is represented by more than 100 species with highest diversity in the Mediterranean area; the majority of taxa belong to subgenus *Esula*, including about 500 taxa (Frajman & Schönschwetter 2011). Subgenus *Esula* comprises approximately 400 species primarily distributed in temperate regions of the Northern Hemisphere. Most of the species have cyathia with nectariferous involucre glands, as well as a caruncle on their seeds (Barres *et al.* 2011). *Euphorbia flavicoma* Candolle (1813: 110) is placed in the group of *Euphorbia* subg. *Esula* (Riina *et al.* 2013) and the distribution is restricted to the central and southern parts of Europe (Govaerts *et al.* 2016). In the Iberian Peninsula, the group of taxa included in *Euphorbia flavicoma* is composed of three subspecies (Benedí *et al.* 1997): subsp. *flavicoma*, subsp. *occidentalis* Laínz (1976: 7) and subsp. *giselae* Simon Pallisé (1997: 199). This group was previously studied by Simon Pallisé (1993) in his PhD thesis, where he recorded the presence of *E. flavicoma* subsp. *flavicoma* in the Mediterranean region from Bosnia to the South of the Iberian Peninsula and *E. flavicoma* subsp. *giselae* in the ultramafic outcrops of Sierra Bermeja (Málaga, Spain), the distribution here overlapping with the

typical subspecies. Similarly, Simon Pallisé (1993) found that *E. flavicoma* subsp. *giselae* also occurs in a population in the southeast of France, in Alpes-de-Haute-Provence, Saint Benoît.

When describing the subspecies *giselae* and its two disjunct populations, Simon Pallisé (1993, 1997) mentioned several morphological discrepancies between the Spanish and French populations in relation to the pubescence of the plant and the leaf shape. He argued that the length and the density of the indument were significantly lower in the Sierra Bermeja population, and the leaves were more elliptic and larger with acute leaf apex in the French population compared with the Sierra Bermeja population. Simon Pallisé argued that with more studies, the Spanish population in the Sierra Bermeja could be assigned with a new taxonomic rank. Apart from these morphological differences, the habitat of the subsp. *giselae* in France was described by Simon Pallisé (1993) as clayey and calcareous-rocky, while in the Sierra Bermeja rocks are ultramafic peridotite.

In the Flora Iberica, Benedí *et al.* (1997) separated the subsp. *flavicoma* from the subsp. *giselae* using leaf characters: reflexed leaves with the lower side pubescent for *Euphorbia flavicoma* subsp. *giselae*, and glabrous (except on the margin) leaves for *E. flavicoma* subsp. *flavicoma*. In the Flora Vascular de Andalucía Oriental, Salinas (2011) used the pubescence and the morphology of the leaves to segregate them: sericeous pubescence and pubescent leaves on both sides for *E. flavicoma* subsp. *giselae* and folded pubescence and glabrous leaves in *Euphorbia flavicoma* subsp. *flavicoma*.

Following Simon Pallisé's suggestion (1997), Pérez-Latorre *et al.* (2013) proposed separating the Sierra Bermeja population of *Euphorbia flavicoma* subsp. *giselae* from the French population, adding more differences according to the size and the margin of the leaves and making it clear that the two populations are geographically disjunct.

For all these reasons, we consider that the Sierra Bermeja population of *E. flavicoma* subsp. *giselae* should be differentiated from the French population, as representing a new subspecies which exclusively inhabits the Sierra Bermeja and which has its own characters and habitat.

Material & Methods

Study site

The ultramafic outcrop of Sierra Bermeja was sampled from 2012 to 2014 to study the populations of *E. flavicoma* s.l., focusing efforts on locating *E. flavicoma* subsp. *giselae* which had not been seen since the 1970s. Sampling was designed according to the chorological data of the voucher specimens consulted at the “Global Biodiversity Information Facility in Spain” (GBIF), especially the voucher specimens of the University of Málaga herbarium (MGC), and based on Simon Pallisé’s data (1993) and field work in the indicated areas.

Methods

After studying the distribution area of *E. flavicoma* subsp. *giselae* in Sierra Bermeja, we only found one population which has been studied at the population level (Martella *et al.* 2012), identifying and counting the number of individuals of *E. flavicoma* subsp. *giselae* and *E. flavicoma* subsp. *flavicoma* which share a reduced population area (Fig. 1). During the field work, we used KITE field magnifying glasses (10X) and followed the morphological characters described by Simon Pallisé (1997) to separate the two subspecies: pubescence or no pubescence on the leaf lamina. Moreover a third group of individuals was differentiated with intermediate characteristics (not very pubescent on the leaf lamina). We shall refer to this group from this point as “intermediate” form.

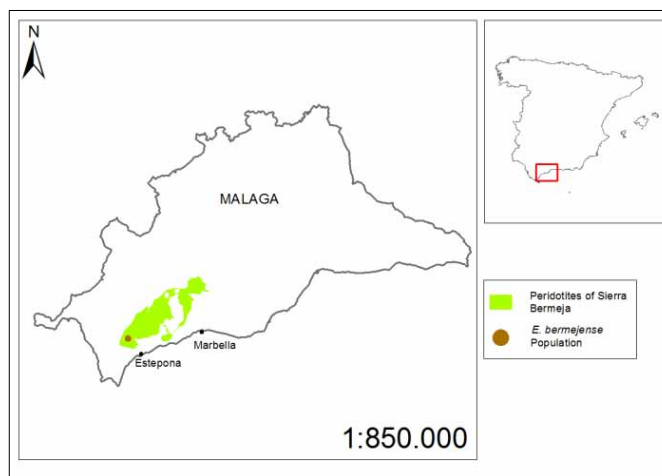


FIGURE 1. Study site. Sierra Bermeja ultramafic outcrop, Málaga, Andalusia, Spain.

To study the French population of *E. flavicomae* subsp. *giselae*, the Madrid herbarium (MA) kindly provided several specimens, which were studied following Simon Pallisé (1993). Moreover, we studied material of *E. flavicomae* subsp. *flavicomae* collected in different localities and *E. flavicomae* subsp. *giselae* from Sierra Bermeja specimens of the herbarium MGC (Málaga).

Using a Multizoom Nikon microscope, AZ-100 model, with a digital freeze camera Nikon Digital Sight DS-5Mc, leaves, flowers, and fruits of voucher specimens of *E. flavicomae* subsp. *flavicomae* of Sierra Bermeja and of *Euphorbia flavicomae* subsp. *giselae* from the Sierra Bermeja and Alps were photographed.

The ecomorphology and phenomorphology of the *E. flavicomae* subsp. *flavicomae* and *Euphorbia flavicomae* subsp. *giselae* populations from Sierra Bermeja were studied following Orshan's methodology (Orshan 1986, 1989) improved by Pérez-Latorre & Cabezudo (2002); the results of this study are used in the description and phenological calendar of the new subspecies.

Results

Taxonomy

Euphorbia flavicoma subsp. *bermejense* Hidalgo Triana, Pérez Lat. & Cabezudo, subsp. nov. (Fig. 2)

Differs from subsp. *flavicoma* in habit (climbing), pubescence of leaf lamina, bracts and inflorescence (all glabrous), and in the colour of the margin of the lamina leaf (sometimes reddish), and from subsp. *giselae* in life form (chamaephyte) and habit (suffruticose), pubescence of stems (with long reflexed hairs), leaf lamina (with reflexed and long hairs), bracts (with long hairs in the lower side) and inflorescence (with hair tufts), in the colour of the margin of the lamina leaf (green) and in the shape of leaf lamina (elliptic).

Type:—SPAIN. Málaga: Estepona, Sierra Bermeja, Sierra de Los Reales, 30SUF0439, 22 April 1976, *M. Ladero & S. Rivas Goday s.n.* (holotype MA 250416!, isotype MA 250416-1!).

Densely pubescent cryptophyte / chamaephyte suffruticose perennial, 20–30 cm high. Tap root present, root depth 10–25 cm. Stems 10 cm long, procumbent, erect or climbing. The older stems have corky bark and the younger ones short folded hair. Branches of the previous year sometimes persistent but without leaves, because the leaves last around 6–14 months. Malacophyllous leaves, green and glaucous, scarcely serrated and with a red margin, lanceolate, alternate, with short and appressed hairs on both sides, one-nerved and shortly petiolate. Leaves of long branches are between 0.25–2.25 cm² in size, 1–2 cm long, and 2–3 mm wide. Leaves of short branches are less than 1 cm², 1–2 cm long and 1–2 mm wide. Pleiochasium with 3(–5) terminal rays up to 20 mm long, glabrous or with very

lax tufts of hair, shorter than the bracts, 1–2(–3) divided, yellow at the anthesis and reddish after; pleochasial bracts pubescent in the lower side, wider and longer than the upper leaves. Cyathium 2.3–3 mm long, subsessile with peduncle of 0.8–1 mm; nectaries without appendices, elliptic or reniform, yellow or reddish. Ovary 0.8×0.8 mm. Capsules trilobate, $3.2\text{--}4.1 \times 3.4\text{--}4.1$ mm, ovoid, not very sulcate, rounded shaped, covered with warts also in the grooves, warts of 0.3 mm. Seeds smooth 3×2 mm, brown; caruncle $0.4\text{--}0.8 \times 0.5\text{--}1.1$ mm, reniform.

Etymology:—The specific epithet *bermejense* refers to the only mountain range and biogeographical sector where the taxon lives.

Distribution and habitat:—Rocky screes and slopes; exclusively in serpentine soils; elevation 500–600 m, southerly orientation. *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* is an endemic subspecies in the south of peninsular Spain, restricted to the province of Malaga. There is only one known locality: Sierra Bermeja, Estepona. 30SUF0439.



FIGURE 2. *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* in the field. A, Habitat; B, Habit; C, Detail of inflorescence; D, Detail of fruits. Photographs by the authors.

Phenology:—Vegetative growth from September to May, flowering May–June, fruiting May–June, seed dispersal June, leaves of long branches (dolichoblast leaves) shedding June–September (Fig. 3).

Months/ Phenophases		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Euphorbia bermejense	FBF												
	F												
	FS												
	SD												
	DVG												
	LSD												
	BVG												
	LSB												
	DM												
	APS												

FIGURE 3. Phenological calendar of *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense*. FBF: flower bud formation. F: flowering. FS: fruit setting. SD: seed dispersal. DVG: dolichoblast vegetative growth. LSD: leaf shedding dolichoblast. BVG: brachyblast vegetative growth. LSB: leaf shedding brachyblast. DM: dead matter. APS: number of months with active phenological phases.

Additional specimens studied (paratypes):—SPAIN. Málaga: Estepona a Puerto de Peñas Blancas, 22 April 1976, *E. Fuertes* 405927-1 s.n. (MA!); Estepona, Sierra Bermeja, 22 April 1976, *B. Díez & A. Asensi* 3254 s.n. (MGC!); Estepona, Sierra Bermeja, 8 April 1978, *B. Díez & A. Asensi* 4950 s.n. (MGC!); Estepona, Sierra Bermeja, 500 m, 13 January 2016, *A. V. Pérez Latorre* 81774 s.n. (MGC!), *A. V. Pérez Latorre* 81776 s.n. (MGC!); Estepona, Sierra de los Reales, 22 April 1976, *M. Ladero & S. Rivas Goday* 15895-1-2 s.n. (GDAC!).

Taxonomic discussion:—The new taxon *E. flavicoma* subsp. *bermejense* is differentiated from the other two similar taxa by several morphological and ecological characters (Table 1, Fig. 4). 1. The biological life form following Raunkiaer (1934) is different in *E. flavicoma* subsp. *giselae*. 2. Pubescence of leaves, inflorescences and stems: this character contributes to establish differences in type and density of hairs: *E. flavicoma* subsp. *flavicoma* only has hair on the

stems, while *E. flavicoma* subsp. *giselae* is notably pubescent on all parts except for the bracts, with reflexed and long hairs, and *E. flavicoma* subsp. *bermejense* is distinctly pubescent mainly on the leaves but the hairs are appressed and short. 3. Colour of l. Leaf margin: always reddish in *E. flavicoma* subsp. *bermejense* in contrast to the other subspecies, which are green (*E. flavicoma* subsp. *giselae*) or sometimes reddish in *E. flavicoma* subsp. *flavicoma*. 4. Leaf lamina shape: distinguishes the subspecies *giselae*, which is elliptic here, while the other taxa have lanceolate leaf laminas. 5. Ecology: only *E. flavicoma* subsp. *bermejense* is restricted to rocky serpentine soils.



FIGURE 4. Microphotographs of A. *E. flavicoma* subsp. *flavicoma*; B. *E. flavicoma* subsp. *giselae*; C. *E. flavicoma* subsp. *bermejense*. Details of: 1. life form type; 2. pubescence on leaves; 3. pubescence on the inflorescences; 4. pubescence on the stems; 5. margin leaf colour; 6. shape of the leaf lamina. A1–

A5 after *Hidalgo Triana & Pérez Latorre s.n.* (MGC 75370), A6 after *Hidalgo Triana & Pérez Latorre s.n.* (MGC 75057), B1–B6 after *L. Girod s.n.* (MA 74900), C1, C2, C4–C6 after *Fuertes s.n.* (MA 405927), C3 after *Ladero & Rivas Goday s.n.* (MA 250416).

TABLE 1. Morphological characters and ecology, comparing two subspecies of *Euphorbia flavicoma* with the new subspecies.

Character	<i>Euphorbia flavicoma</i> subsp. <i>flavicoma</i>	<i>Euphorbia flavicoma</i> subsp. <i>giselae</i>	<i>Euphorbia flavicoma</i> subsp. <i>bermejense</i>
Life form	Amphiphyte (Chamaephyte and Cryptophyte)	Chamaephyte	Amphiphyte (Chamaephyte and Cryptophyte)
Habit	Climbing	Suffrutescent	Cushion
Pubescence on leaf lamina	Glabrous (only pubescent on the margin)	Very pubescent, with reflexed and long hairs	Very pubescent, with appressed and short hairs
Pubescence on inflorescence	Glabrous	With hair tufts	Glabrous or with very lax tufts of hair
Pubescence on stem	Scarcely pubescent with short hairs	Very pubescent with long reflexed hairs	Scarcely pubescent with short hairs
Pubescence on bract	Glabrous	Scarcely pubescent with long hairs in the lower side	Scarcely pubescent with short hairs in the lower side
Colour of the margin of the lamina leaf	Sometimes reddish	Green	Reddish
Shape of leaf lamina	Lanceolate	Elliptic	Lanceolate
Ecology	Scrublands and perennial herbs vegetation, serpentine and non-serpentine soils	Calcicolous scrublands	Rocky screes and slopes; exclusively in serpentine soils

Ecology—The results from the population study undertaken in the area where individuals of *E. flavicoma* subsp. *bermejense* were previously found indicated that in a total of 165 individuals inhabiting 5000 m², 81 (49.09 %) showed the characteristics of *E. flavicoma* subsp. *flavicoma*, 22 (13.33 %) were individuals with the characteristics of *E. flavicoma* subsp. *bermejense* and 62 (37.6 %) had intermediate characteristics between the two taxa (intermediate form). Some individuals have the same characters as the new subspecies but are glabrous. This phenomenon might suggest that they are suffering one of the syndromes of serpentinomorphism: glabrescence (Pichi-Sermolli 1948, Whittaker 1954). This question should be addressed because the phenomenon may be affecting the new subspecies, which shows nanism (cushion scrub), reddening (leaf margin) and it is a macro-rooted plant (Hidalgo Triana 2016).

The new taxon only inhabits peridotite soils, more specifically harzburgites, which are peridotites with a high amount of olivine and heavy metals. *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* grows in the thermomediterranean belt, close to serpentinophyllous Mediterranean scrublands (*Staehelino*—*Ulicion baetici* alliance, *Digitali laciniatae*—*Halimietum atriplicifolii* association) although *E. flavicoma* subsp. *bermejense* individuals exist almost entirely alone in its habitat. Nevertheless, *E. flavicoma* subsp. *flavicoma* grows in this serpentinic habitat but over scrublands of *Digitali laciniatae*—*Halimietum atriplicifolii*, on any peridotite type, not only harzburgite. *E. flavicoma* subsp. *bermejense* is a subspecies endemic to the south of peninsular Spain, restricted to the province of Malaga in a unique population in Sierra Bermeja on serpentine soils, so this taxon should be considered as an edaphic-endemic taxon and obligate serpentinophyte according to Pérez-Latorre *et al.* (2013).

IUCN status and threats:—The small distribution area ($<0.005 \text{ km}^2$), the low number of adults (22 adults and so with a population consisting of fewer than 250 mature individuals) and its area of occupancy and location (less than 10 km^2 and one location) make this taxon worthy of inclusion in the CR category of the IUCN Red List (2012), and conservation measures are needed. The threat to the taxon could be even greater if the hybridization process between *E. flavicoma* subsp. *flavicoma* and *E. flavicoma* subsp. *bermejense*, results in “intermediate” individuals, as founded. This phenomenon of aggressive hybridization has been tested by Cabezudo *et al.* (1999) with other endangered and very scarce taxa such as *Rosmarinus tomentosus* Huber-Morath & Maire (1940: 79) and *R. officinalis* Linnaeus (1753: 23), which were seen to be generating an intermediate form (*R. ×mendizabali* Sagredo ex Rosúa 1980: 594).

Additional material studied—*Euphorbia flavicoma* subsp. *giselae*. FRANCE. Alpes-de-Haute-Provence: Laragne, 1 June 1904, L. Girod 74900 s.n. (MA!).—*Euphorbia flavicoma* subsp. *flavicoma*. SPAIN. Málaga: Estepona, Sierra Bermeja, Mirador de Los Reales, 1270 m, 15 May 2012, N. Hidalgo Triana & A. V. Pérez Latorre 75057 s.n. (MGC!); Estepona, Sierra Bermeja, El Cañuelo, 590 m, 5 Junio 2012, N. Hidalgo Triana & A. V. Pérez Latorre 75370 s.n. (MGC!); Casares, Sierra de Los Reales, 1200 m, 18 July 1975, J. Fernández Casas 394225 s.n. (MA!); Casares: Sierra Bermeja de Estepona, Pico Reales, 18 July 1975, J. Fernández Casas 439471 s.n. (MA!). Granada: Laroles, Puerto de la Ragua, 2100 m, 27 June 1979, J. Molero Mesa & J.M. Martínez Parras 10988-1-3 s.n. (GDA!); Laroles, Barranco del Hornillo, a media ladera, 1850 m, 22 June 1979, J. Molero Mesa 10989 s.n. (GDA!); Almería: Lúcar, Montroy, 11 May 1996, F. Navarro Reyes 43225 s.n. (GDAC!); Laroles, Barranco del Hornillo, 1800, 9 July 1978, J. Molero Mesa 10991 s.n. (GDA!); Sierra de los Güájares, 16 June 1979,

G. Blanca 6170 *s.n.* (GDAC!); Laroles, Barranco del Hornillo, a media ladera, 1350 m, 22 June 1976, *J. Molero Mesa* 17235 *s.n.* (GDAC!); Puerto de la Ragua hacia Laroles, 22 June 1988, *A. Hervás* 28758 *s.n.* (GDAC!). Almería: Sierra de Gádor, 4 June 1979, *J. Varo, C. Morales, M. L. Zafra, G. Marín, G. Blanca & J. L. Rosúa* 5735 *s.n.* (GDAC!).

Acknowledgments

This research was partially supported by the I+D+i Project “ULTRAFORESTS” (CSO2013-47713-P): “Reconstrucción geohistórica de la vegetación arbórea sobre sus-tratos ultramáficos mediterráneos”, sponsored by Spanish Ministry of Economy and Competitiveness of Spain. We thank two anonymous reviewers. We are also grateful to the herbaria of the University of Malaga and Madrid.

References

- Barres L., Vilatersana R., Molero, J., Alfonso Susanna, J. & Galbany-Casals, M. (2011) Molecular phylogeny of *Euphorbia* subg. *Esula* sect. *Aphyllis* (Euphorbiaceae) inferred from nrDNA and cpDNA markers with biogeographic insights. *Taxon* 60: 705–720.
- Benedí, C., Molero, J., Simon Pallisé, J. & Vicens, J. (1997) *Euphorbia*. In: Castroviejo, S., Aedo, C., Benedí, C., Laínz, M., Muñoz Garmendia, F., Nieto Feliner, G. & Paiva, J. (Eds.) *Flora Iberica VIII*. Real Jardín Botánico-CSIC, Madrid, pp. 210–285.
- Boissier, E. (1862) Euphorbieae. In: Candolle A. L. P. P. de, *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 15(2). Victor Masson & Fils, Paris, pp. 3–188.
- Bruyns, P. V., Mapaya, R. J. & Hedderson, T. (2006) A new subgeneric classification for *Euphorbia* (Euphorbiaceae) in southern Africa based on ITS

- and psbA-trnH sequence data. *Taxon* 55: 397–420.
<http://dx.doi.org/10.2307/25065587>
- Cabezudo, B., Pérez-Latorre, A. V., Navas, P. & Gil, Y. (1999) *Rosmarinus tomentosus*. In: Blanca, G., Cabezudo, B., Hernández-Bermejo, J. E., Herrera, C. M., Molero Mesa, J., Muñoz, J. & Valdés, B. (Eds.) *Libro Rojo de la Flora Silvestre Amenazada de Andalucía. I: Especies en Peligro de Extinción*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, pp. 236–239.
- Candolle, A. L. P. P. de (1813) *Catalogus plantarum horti botanici monspeliensis*. J. Martel, Montpellier & Am. Koenig, Paris, 155 pp.
- Dorsey, B. L., Haeevermans, T., Aubriot, X., Morawetz, J. J., Riina, R., Steinmann, V. W. & Berry, P. E. (2013) Phylogenetics, morphological evolution, and classification of *Euphorbia* subgenus *Euphorbia*. *Taxon* 62: 291–315.
<http://dx.doi.org/10.12705/622.1>
- Frajman, B. & Schönswetter, P. (2011) Giants and dwarfs: molecular phylogenies reveal multiple origins of annual spurges within *Euphorbia* subg. *Esula*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 413–424.
doi:10.1016/j.ympev.2011.06.011
- Govaerts, R., Frodin, D. G. & Radcliffe-Smith, A. (2016). *World checklist and bibliography of Euphorbiaceae (and Pandaceae)*. Royal Botanic Gardens, Kew. Available from: <http://apps.kew.org/wcsp/> (accessed: 23 March 2016).
- Hidalgo Triana, N. (2016) *Tipos funcionales (fenomorphologia y ecomorfología) de la flora y vegetación serpentínica mediterránea en Andalucía y California*. PhD Thesis, Universidad de Málaga (in press).
- Horn, J. W., Van Ee, B. W., Morawetz, J. J., Riina, R., Steinmann, V. W., Berry, P. E. & Wurdack, K. J. (2012) Phylogenetics and the evolution of major structural characters in the giant genus *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae).

- Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 305–326.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2011.12.022>
- Huber-Morath, A. & Maire, R. C. J. E. (1940) Sur un Romarin nouveau de l'Espagne méridionale. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord* 31: 79.
- IUCN (2012) *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Segunda edición. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN. vi + 34pp. Previously published as IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. (Gland, Switzerland and Cambridge, UK). Available from: <http://www.iucnredlist.org/> (accessed: December 2015).
- Linnaeus, C. (1753) *Species plantarum*. L. Salvius, Stockholm, 1200 pp.
- Laínz, M. (1976) Aportaciones al conocimiento de la Flora Cantábrico-Astur, XI. *Suplemento de Ciencias del Boletín del Instituto de Estudios Asturianos* 22: 1–12.
- Martella, M. B., Trumper, E., Bellis, L. M., Renison, D., Giordano P. F., Bazzano, G. & Gleiser R. M. (2012) Manual de Ecología de Poblaciones: Introducción a las técnicas para el estudio de las poblaciones silvestres. *Reduca (Biología. Serie Ecología* 5 (1): 1–31.
- Orshan, G. (1986) Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Annali di Botanica (Roma)* 54: 7–37.
- Orshan, G. (ed.) (1989) Plant phenomorphological studies in Mediterranean-type ecosystems. Kluwer, Dordrecht, 405 pp.
- Pérez-Latorre, A. V. & Cabezudo, B. (2002) Use of monocharacteristic growth forms and phenological phases to describe and differentiate plant communities in Mediterranean-type ecosystems. *Plant Ecology* 161: 231–249.

- Pérez-Latorre, A. V., Hidalgo Triana, N. & Cabezudo, B. (2013) Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 70: 62–71. doi:10.3989/ajbm.2334
- Persoon, C. H. (1806) *Synopsis Plantarum* 2. Cramerun, C. F., & Cotta, J. G. (Eds.), Paris, pp. 1–272.
- Pichi-Sermolli, R. E. G. (1948) Flora e vegetazione delle serpentine e delle altre ofiolita dell' alta valle del Tevere. *Webbia* 6: 1-378.
- Rafinesque, C. S. (1817) Second decade of undescribed American plants. *American Monthly Magazine and Critical Review* 2: 119–120.
- Raunkiaer, C. (1934) *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. University Press, Oxford, 147 pp.
- Riina, R. & Berry, P. E. (coordinators) (2016) *Euphorbia* Planetary Biodiversity Inventory Project. Available from: www.euphorbiaceae.org. (accessed: 23 March 2016).
- Riina, R., Peirson, J. A., Geltman, D. V., Molero, J., Frajman, B., Pahlevani, A., Barres, L., Morawetz, J. J., Salmaki, Y., Zarre, S., Kryukov, A., Bruyns, P. V. & Berry, P. E. (2013) A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurges, *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae). *Taxon* 62: 316–342. <http://dx.doi.org/10.12705/622.3>
- Rosúa Campos, J. L. (1980) El complejo *Rosmarinus eriocalyx-tomentosus* en la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 37: 587–595.
- Salinas, M. J. (2011) *Euphorbia*. In: Blanca, G., Cabezudo, B., Cueto, M., Morales Torres, C. & Salazar, C. (Eds.) *Flora Vascular de Andalucía Oriental*. Universidades de Granada, Málaga, Almería and Jaén, El Ejido, Almería, pp. 672–682.

- Simon Pallisé, J. (1993) *Estudis biosistemàtics en Euphorbia L. subsect. Galarrhaei (Boiss.) Pax (grup d'E. flavicoma i espècies afins) a la Mediterrània Occidental*. Universitat de Barcelona, Barcelona, 445 pp.
- Simon Pallisé, J. (1997) Una nueva subespecie para *Euphorbia flavicoma* DC. (Euphorbiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 55: 199–200.
- Steinmann, V. W. & Porter, J. M. (2002) Phylogenetic relationships in Euphorbieae (Euphorbiaceae) based on ITS and ndhF sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 453–490.
<http://dx.doi.org/10.2307/3298591>
- Wheeler, L. C. (1943) The genera of living Euphorbieae. *American Midland Naturalist* 30: 456–503.
- Whittaker, R. H. (1954) The ecology of serpentine soils. *Ecology* 35: 258–288.

Conclusiones generales



Conclusiones generales

1. Relacionado con el estudio de los serpentinófitos Ibéricos. Se ha obtenido la checklist actualizada de los serpentinófitos Sur-Ibéricos, compuesta por 27 edafismos serpentinícolas. Éstos se dividen, en función del grado de afinidad por la serpentina, en: 22 serpentinófitos obligados, 2 preferentes y 3 subserpentinófitos. A esta lista, y como resultado de trabajos posteriores, se han añadido 3 serpentinófitos. De los afloramientos del Sur de la Península Ibérica, Sierra Bermeja es el que muestra una mayor riqueza en serpentinófitos, debido al efecto del área. El análisis de las categorías de amenaza y protección, muestra que el 59 % de los serpentinófitos obligados se encuentra amenazado con las categorías de CR y EN de la Lista Roja Española.

2. Relacionado con los tipos funcionales de la flora serpentina Sur-Ibérica. En cuanto a la fenomorfología de la flora, los serpentinófitos ibéricos son caméfitos dimórficos estacionales, con cierta semideciduidad en el verano. Esto les permite superar las duras condiciones climáticas del verano. Con respecto a los patrones e índices fenológicos, las plantas estudiadas tienen una gran actividad fenológica a lo largo de todo el ciclo anual, lo que les permite la secuenciación de fenofases. Además, las plantas invierten más tiempo en su actividad vegetativa en detrimento de la reproductiva. Se observa cierta coincidencia o sincronidad entre el crecimiento, la floración y la prefloración. Las ligeras diferencias encontradas debidas a la altitud (diferencias entre parcelas) y de carácter interanual (diferencias debidas principalmente al contenido hídrico del suelo), podrían ser el punto de partida para modelar posibles respuestas de las plantas ante cambios climáticos o de cualquier índole ambiental. La presencia de crecimiento, prácticamente durante todo el año (a excepción del verano), indica que la mayoría de los serpentinófitos Sur-Ibéricos están bien adaptados al ecosistema serpentinico Mediterráneo. Sin embargo, algunos de ellos presentaron un menor grado de adaptación al ecosistema y/o de desequilibrio con el clima actual. La mayor diferencia fenológica de la flora serpentinófita respecto de otros taxones de otras comunidades es

un retraso en el momento de la floración. Este retraso hace coincidir la floración con el momento de menor contenido hídrico del suelo, por lo que podemos hipotetizar que la estrategia podría responder a algún mecanismo coevolutivo entre planta e insectos polinizadores, más que a las variables ambientales estudiadas.

El estudio de los caracteres funcionales de tipo ecomorfológico muestra que los serpentinófitos ibéricos son mayoritariamente caméfitos, hemixilos u holóxilos, con hojas malacófilas, tomentosas, semidecíduas de verano y de menor tamaño en comparación con otros ecosistemas. Estos caracteres podrían permitir mantener su temperatura y hacer un uso eficiente del agua del suelo, bajo la combinación de la alta radiación solar y de la poca disponibilidad de agua del ecosistema. El tipo de raíz observada (apical, gruesa y con mayor profundidad que extensión horizontal) también contribuye a esta última idea. Con respecto a los caracteres relacionados con la supervivencia de las plantas, la mayoría de los serpentinófitos estudiados, muestran la capacidad de sobrevivir al fuego gracias al rebrote vegetativo a partir de yemas protegidas alojadas en la parte subterránea de la planta. La alta diversidad funcional obtenida para el ecosistema en cuestión (8 y 7 PFG's, SRi de 0.4 y 0.33 en PB y PA, respectivamente), podría estar mostrando su complejidad y su gran capacidad de resistencia (resiliencia) ante perturbaciones ambientales. Sin embargo, el hecho de que hay FG's formados por muy pocas especies (pocas especies redundantes), ha de ser tenido en cuenta en la gestión de este ecosistema, que podría correr el riesgo de perder alguna función en caso de ser sometido a impactos ambientales u antrópicos.

3. Relacionado con los tipos funcionales del Chaparral serpentinícola de California. Las plantas que componen el Chaparral serpentinícola californiano estudiado se caracterizan por la presencia de tipos biológicos del tipo fanerófito, algunos con dimorfismo estacional y la mayoría semidecíduas de verano. Las hojas son tanto malacófilas como semiesclerófilas, tomentosas y de coloraciones blancas o glaucas. El tipo de raíz observada es de tipo "tap root" y con lignotúber. Prácticamente todos presentan estrategias de regeneración vegetativa tras el fuego, además de la regeneración mediante semillas.

Los grupos funcionales obtenidos representan varias respuestas adaptativas al ecosistema Mediterráneo y serpentinícola en un sentido amplio, aunque algunos de éstos

dependen más de la flora regional del ecosistema estudiado. Un ejemplo es el carácter tipo de corteza. Hemos obtenido 6 PFG's ($Sri=0.33$) que muestran la alta diversidad funcional de este ecosistema y similar al del ecosistema serpentínico Sur-Ibérico.

4. Relacionado con los tipos funcionales de la vegetación serpentínófito del Sur de la Península Ibérica en comparación con la vegetación serpentínica de California. Las dos comunidades vegetales estudiadas en el Sur de la Península Ibérica siguen patrones fenológicos similares en respuesta principalmente al clima mediterráneo y su estacionalidad: ambas comunidades experimentan un descenso acusado de la actividad fenológica en el verano. Además, dicho descenso es más pronunciado en las comunidades vegetales serpentínicas con respecto a otras comunidades mediterráneas estudiadas. Esto indica que las condiciones del verano en el ecosistema serpentínico son más hostiles.

En cuanto al posible efecto de la altitud en la fenología de las comunidades estudiadas, se observa un ligero retraso en la floración de la comunidad a altitudes mayores (PA), lo que debería tenerse en cuenta en la gestión de este ecosistema y ante posibles escenarios de cambio climático.

Con respecto a la ecomorfología, se han encontrado algunas diferencias entre las comunidades serpentínicas Mediterráneas del Sur de la Península y el Chaparral Mediterráneo serpentínico de California. Se han detectado diferencias en caracteres muy relevantes en la supervivencia de la planta como es el tipo biológico (caméfitos versus fanerófitos). Sin embargo, en ambas comunidades vegetales se han observado caracteres funcionales con significado adaptativo de la supervivencia al clima Mediterráneo y al ecosistema serpentínico. Éstos son principalmente con respecto a las hojas (estenofilia, tomentosidad, glaucescencia y malacofilia) y a las raíces (axonomorfas y de poca profundidad).

5. Relacionado con la fenología y su dependencia de factores climáticos-ambientales. Se ha detectado una relación entre las fenofases de crecimiento vegetativo y las variables ambientales H y T (T_1 , T_A , y T_{10}), aunque la variable más explicativa para este ecosistema y estas fenofases fue T_1 . El crecimiento está limitado por diversas temperaturas umbrales (a partir de los 20 ° C para muchas plantas estudiadas). Esto indica que las plantas podrían ver mermado su crecimiento si las

temperaturas siguen en aumento como indican los estudios de cambio climático. Sin embargo, el crecimiento no parece estar limitado por la humedad del suelo y pueden existir otras variables ambientales, que no se han estudiado, pero que podrían influir en las fenofases de crecimiento y de floración.

6. Relacionado con la fenología y la aplicación de nuevas técnicas para su estudio: teledetección. La obtención de regresiones significativas entre las fenofases de crecimiento (especialmente con el crecimiento de los dolicoblastos, DVG) y la fenofase de formación de yemas (FBF) con la variable de NDVI, ponen de manifiesto la posibilidad de la utilización de este método para predecir el funcionamiento de los ecosistemas. Las pocas regresiones significativas obtenidas en algunos casos, ponen de manifiesto que es necesario perfeccionar la técnica utilizando otros índices (por ejemplo EVI) y otros satélites de mayor resolución (por ejemplo “Deimos” de resolución de hasta 75 cm.).

7. Relacionado con la aplicación de estudios de tipos funcionales a la taxonomía. Las diferencias relativas al tipo biológico, la tomentosidad, el margen y la lámina de la hoja y a la ecología de las poblaciones de *Euphorbia flavicoma* en Sierra Bermeja (subsp. *flavicoma* y *giselae*) y Francia (subsp. *giselae*), permiten describir una nueva subespecie endémica: *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense*, la cuál está restringida a laderas rocosas serpentínicas de Sierra Bermeja.

8. Gestión y conservación de especies y comunidades vegetales de los ecosistemas serpentínicos del Sur de la Península. Con respecto al grado de protección/amenaza de los serpentínófitos suribéricos, se ha comprobado que, a pesar de que la mayoría de ellos se encuentran amenazados, sólo 5 serpentínófitos obligados se encuentran protegidos por la legislación andaluza y 1 serpentínófito preferente está protegido por la legislación europea, española y andaluza. Respecto a la planificación del uso y gestión en función del estudio funcional del ecosistema, esta tesis arroja datos importantes, como los mejores momentos para usos melitopalínológicos, el viverismo y la ganadería y advierte sobre cuándo se deben extremar las precauciones por riesgo de incendios. Además, la alta diversidad funcional obtenida por las plantas que componen el ecosistema, pone de manifiesto la importancia de la conservación de este hábitat ya sea con fines conservacionistas o científico-ecológicos. También se han obtenido resultados

relevantes de cara a la gestión de este ecosistema en el futuro ante la existencia de posibles cambios en el clima (cambio climático) ya que las especies de este ecosistema han visto condicionado su crecimiento por determinados umbrales de altas temperaturas.

Conclusions



Conclusions

1. The checklist of serpentinophytes of the southern Iberian Peninsula is composed of 22 obligate serpentinophytes, 2 preferential serpentinophytes and 3 subserpentinophytes. Latest research carried out have added 3 s serpentinophytes to the previous list. The percentage of threatened obligate serpentinophytes is 59 % (13 taxa), of which 45 % (10 taxa) are included in the two high risk categories (CR and EN) and 15 % (3 taxa) are classified as VU.

2. Serpentine south-Iberian flora is composed of seasonally dimorphic species and summer-deciduous (with a partial shedding of leaves), which enables plants to escape summer drought. The plants have a high activity during the whole year (high APS) except during summer, and they show a sequential arrangement of phenophases. Studied plants invest more resources in growth to the detriment of reproductive phenophases. Pre-flowering and flowering coincide with growth. The minor phenological differences detected between the plots (due to the altitude and to the year) could be used for future climate change modeling. Growth throughout the whole year shows that serpentine flora is adapted to the Mediterranean climate. The serpentine flora shows a delay in the flowering time in comparison with other Mediterranean flora. This could respond to mechanism of phenological adjustment between plant and pollinator.

South-Iberian Serpentine flora is composed of chamaephyte and hemixyle plants of a reduced size, with malacophyllous, hairy and small-sized leaves and with tap roots (but shallow root systems). The majority of them are adapted to fire and they survive by vegetative regeneration from epicormic buds below ground. The analysis of the functional groups shows a high functional diversity (8 and 7 PFG's, SRi of 0.4 and 0.33, PB and PA respectively) and complexity (high resilience) but with fragility (low redundancy).

3. Serpentine Californian chaparral is composed of phanerophytes and holoxyle plants with reduced size, with malacophyllous and semi-sclerophyllous, hairy and small-sized leaves and with tap roots (shallow root systems). Canopies are characterized by a partial shedding of leaves in summer. The majority of plants are adapted to fire and they survive by vegetative regeneration from epicormic buds below ground and some of them are seeders. The analysis of the functional groups showed a high functional diversity and complexity.

4. Even though both studied communities in Spain (i.e. the two plots) are different from a phytosociological point of view, they show the same phenological patterns according to the seasonality of the Mediterranean climate. Summer is the unfavorable period and it is harder for the serpentine flora in comparison with another Mediterranean communities studied.

With respect to the effect of altitude on communities phenology, serpentine vegetation show a delay in the flowering time in relation with altitude, important for the management of these ecosystems.

The comparison between Californian chaparral and Spanish serpentine shrubland provides interesting information with regards to ecomorphology. The greatest differences were in the biological type but the characters of the leaves and roots were similar.

5. The best statistical relationship between plant phenology and environmental factors was due achieved between DVG and the temperature at 1 cm. below ground. Growth was promoted by high temperatures (in 1 cm. below ground) but not by the humidity of the soil. This indicates plants growth could suffer if the temperature substantially changes in the future.

6. Statistical regressions between the NDVI index and dolichoblast vegetative growth and flower bud formation indicated that remote sensing could be used to monitor phenology

considered at the local scale. But technique could be improved with the utilization of other indexes and other satellites (with higher spatial resolution).

7. The differences related to biological type, hairiness, leaf margin and lamina shape and ecology among the populations of *Euphorbia flavicoma* in Sierra Bermeja (subsp. *flavicoma* and subsp. *giselae*) and France (subsp. *giselae*) have been considered as taxonomical characters useful to describe a new endemic subspecies: *Euphorbia flavicoma* subsp. *bermejense* restricted to Sierra Bermeja rocky serpentine soils.

8. The majority of the serpentinophytes are threatened (included in the Spanish and Andalusian red lists) but a lot of them are not protected by the legislation: only 5 of the obligate serpentinophytes are protected by the Andalusian legislation. The study of the functional types has provided important data for making recommendations regarding the use and management of this important and appreciated ecosystem which holds an important taxonomic and functional diversity.

